

Über den Einfluß meteorologischer Faktoren
auf die Entfernungsweisung
im Tanz der Bienen

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Hohen Naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Ludwig-Maximilians-Universität

zu München

vorgelegt

von

Heinz Dieter Bräuninger

aus

Neuenbürg/Württ.

Oktober 1962

1. Referent: Prof. Dr. K. v. FRISCH

2. Referent: Prof. Dr. M. LINDAUER

Tag der mündlichen Prüfung: 19. Dezember 1962

Sonderdruck

aus Zeitschrift vergl. Physiologie, Bd. 48, Heft 1, S. 1—130 (1964)

Springer-Verlag, Berlin · Göttingen · Heidelberg



Aus dem Zoologischen Institut der Universität München

ÜBER DEN EINFLUSS METEOROLOGISCHER FAKTOREN AUF DIE ENTFERNUNGSWEISUNG IM TANZ DER BIENEN * **

Von

HEINZ DIETER BRÄUNINGER

Mit 32 Textabbildungen

(Eingegangen am 14. September 1963)

Inhaltsverzeichnis

	Seite
A. Einleitung	2
B. Bisherige Untersuchungen über meteorotropes Verhalten bei <i>Apis mellifica</i> und eigene Problemstellung	3
I. Indirekte Wirkung des Wetters	3
II. Direkte Wirkung des Wetters	5
1. Induktion spezifischer Reaktionen	5
2. Modifizierung verschiedener Abläufe	5
a) Die Häufigkeit der Tänze S. 7. — b) Die Lebhaftigkeit der Tänze S. 8. — c) Die im Tanz übermittelten Angaben S. 8.	
C. Methodik	12
I. Material	13
II. Durchführung der Versuche	17
III. Statistische Auswertung	20
D. Ergebnisse	26
I. Das Wetter als Summengröße in Beziehung zum Tanzrhythmus	26
II. Der Jahresverlauf der Tanzfrequenz	30
III. Der Tagesgang der Tanzfrequenz	38
IV. Der Einfluß einzelner Elemente auf die Tanzfrequenz	46
1. Strahlung und Bewölkung	47
2. Der Temperaturkomplex	53
a) Die Außentemperatur S. 53. — b) Die Innentemperatur S. 67.	
c) Die Futtertemperatur S. 74.	
3. Luftfeuchtigkeit und Niederschlag	81
4. Luftdruck und barometrische Tendenz	87
5. Die Windverhältnisse	92
V. Die „Reststreuung“	108
Zusammenfassung	115
Summary	118
Verzeichnis der verwendeten Abkürzungen und Symbole	120
Literatur	121

* Meinem Lehrer, Herrn Prof. Dr. KARL v. FRISCH, in Verehrung und Dankbarkeit gewidmet.

** Dissertation der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität München. Die Arbeit wurde durch Mittel unterstützt, die Herrn Prof. v. FRISCH von seiten der Rockefeller Foundation und der Deutschen Forschungsgemeinschaft zur Verfügung standen. Der Studienstiftung des deutschen Volkes danke ich für die großzügige Förderung.

A. Einleitung

Alle Lebewesen sind mehr oder weniger stark dem jeweiligen Zustand und den Vorgängen in der Atmosphäre als einem Teil ihrer physischen Umwelt *ausgesetzt*. Klima und Witterung beeinflussen die biologischen Abläufe. Die Organismen sind in ihrer Aktivität und in vielen ihrer Leistungen *abhängig* von der Gesamtwetterlage oder dem Zustand einzelner meteorologischer Größen und deren ständiger Änderung.

Dieses Phänomen ist so auffällig und tritt uns überall in so mannigfacher Form entgegen, daß es von jeher Beachtung gefunden hat. Manch alte Bauernregel gibt Zeugnis davon, und auch in der wissenschaftlichen Literatur finden sich zu allen Zeiten Hinweise auf die *Beziehungen zwischen Lebensvorgängen und Wettergeschehen*.

Während jedoch die Tatsache einer Korrelation zwischen meteorologischen und biologischen Vorgängen unbestritten ist, herrscht über die Art der kausalen Verknüpfung beider Bereiche noch weitgehende Unklarheit.

Die Schwierigkeit, Ansatzpunkt und Mechanismus biotroper Wetterwirkung herauszufinden, liegt vor allem daran, daß die betrachteten biologischen Prozesse und Verhaltensweisen an sich schon äußerst komplexer Natur sind. Andererseits ist der Begriff „Wetter“ eine sprachliche Abstraktion, hinter welcher sich eine verwirrende Vielfalt von Einzelfaktoren verbirgt, deren Wechselwirkung unübersichtlich und ebenfalls schwer zu erfassen ist.

Bei der meist gleichzeitigen Änderung so vieler Variabler, deren Einfluß nie isoliert beobachtet werden kann (SCHMAUSS kennzeichnete das Zusammenwirken treffend mit dem Satz „Alles hängt von allem ab“), wird auch verständlich, daß meist die Entscheidung offenbleibt, ob die Auslösung bzw. Modifizierung eines biologischen Vorgangs nur einem bestimmten *Einzelelement* zugeordnet werden darf, oder ob ein ganzer *Komplex* meteorologischer Größen dafür maßgebend ist.

Unter den biotropen Faktoren kommt denjenigen eine besondere Bedeutung zu, die auf die Wärmebilanz der Organismen zurückwirken. Hierzu gehören Strahlungsverhältnisse, Lufttemperatur, Feuchte, und in gewissem Sinn auch die relative Luftbewegung, die über die Transpiration Einfluß gewinnen kann.

Auf dem Weg über die Körpertemperatur wird vor allem bei den *Poikilothermen* die Intensität vieler Lebensäußerungen durch die genannten Witterungselemente bestimmt. Das gilt in besonderem Maße für *kleine Tiere*, die den Außeneinflüssen eine relativ große Angriffsfläche bieten und den Schwankungen der Umwelt auf Grund ihrer geringen Körpermasse ohne wesentliche Dämpfung folgen. Schließlich spielt bei der verschiedenen Wetterexponierung und Wetterabhängigkeit

auch noch der Lebensraum einer Art eine wichtige Rolle. Organismen, die das Wasser oder den Boden bewohnen, sind vor allem in tieferen Schichten nur einer beschränkten Zahl von meteorologischen Elementen, und diesen oft nur in abgeschwächter Form unterworfen. Dagegen werden Tiere, die die *Luft* erobert haben, weit mehr der Reizwirkung der Atmosphäre, dem Wettergeschehen ausgesetzt sein.

B. Bisherige Untersuchungen über meteorotropes Verhalten bei *Apis mellifica* und eigene Problemstellung

Für die Honigbiene, mit der sich vorliegende Arbeit befaßt, treffen alle drei genannten Kriterien verstärkter Wetterwirksamkeit zu: Heterothermie, geringe Körpergröße und die Luft als Lebensraum.

Im letzten Lebensabschnitt versieht die Arbeiterin ja vorwiegend Außendienste; sie verbringt also einen großen Teil ihrer Zeit außerhalb des regulierten Mikroklimas der Beute (RÖSCH 1925 und 1930, LINDAUER 1952). Nahrungserwerb und Wohnungssuche spielen sich unter Ausnützung des Flugvermögens auf dem Luftweg ab. Da vor dem Start eine Erhöhung der Körpertemperatur erfolgt, außerdem „Reiseproviant“ in Form von Honig bzw. Blutzucker mitgenommen und durch die intensive Muskeltätigkeit beim Flug teilweise in Wärme umgesetzt wird, ist eine gewisse Aktivität auch bei ungünstigen Temperaturverhältnissen möglich (DOTTERWEICH 1928, BODENHEIMER 1934/35, KROGH und ZEUTHEN 1941, SOTAVALTA 1954b, ESCH 1960; JONGBLOED und WIERSMA 1935, BEUTLER 1937 und 1950). Doch werden die Leistungen der Feldbienen noch immer in starkem Maße von Zustand und Änderungen der Atmosphäre, insbesondere von thermischen Faktoren bestimmt.

Worin zeigt sich nun im einzelnen der Einfluß des Wetters?

Wenn man versucht, die zahlreichen bisher vorliegenden Beobachtungen einzuordnen, so lassen sich die Beziehungen der Bienen zum Wetter nach Art und Umfang der Beeinflussung zunächst gliedern in indirekte und direkte Wetterwirkungen. Eine weitere Unterteilung der direkt meteorotropen Erscheinungen in Vorgänge, die durch das atmosphärische Geschehen erst ausgelöst werden, und solche, deren Ablauf nur beschleunigt oder verlangsamt wird, ist zweckmäßig, jedoch nicht immer ganz streng durchführbar.

I. Indirekte Wirkung des Wetters

α) Üppigkeit und Reichhaltigkeit des Trachtangebots. Hier ist zunächst an Zahl und Öffnung der nektar- und pollenspendenden Blüten zu denken, die beide stark von der Witterung abhängen. Doch wechseln auch Quantität und Qualität des sezernierten Nektars je nach der Wetterlage. Durch dessen hygroskopische Eigenschaft können zudem bei entsprechender Luftfeuchte die ursprünglichen Verhältnisse noch wesentlich verändert werden (BEUTLER 1930, KLEBER 1935, MAURIZIO 1944 und 1960 in BÜDEL u. HEROLD).

Auch eine andere Trachtquelle fließt merklich erst unter günstigen Außenbedingungen. Warmes Frühsommerwetter beschleunigt die Entwicklung der honigtaubildenden Pflanzensauger, sowie gleichzeitig deren Stoffumsatz. Für die Bienen selbst ist eine vorwiegend trockene Lage noch in weiterer Beziehung günstig: der bereits gebildete Blatthonig kann ungestört eingeheimst werden, ohne daß durch stärkeren Regen größere Mengen davon abgewaschen werden und auf diese Weise verlorengehen (ZANDER 1931, 1949 und KLOFT in BÜDEL u. HEROLD 1960).

So greifen Wetterfaktoren über das Nahrungsangebot und über die Vorräte im Stock ein in die Entwicklung des ganzen Bienenstaats. Der Brutansatz wird beeinflusst, und mit dem Wachstum des Volkes steigt die Neigung zur Schwarmbildung. Gleichzeitig nimmt wiederum der Futterbedarf zu, wodurch eine andere Verteilung der Arbeitskräfte auf Feld- und Innendienst erforderlich ist, und es steigt der Sammeleifer der ausfliegenden Trachtbienen.

β) Ein weiterer Weg indirekter Beeinflussung durch das Wetter geht über das *Mikroklima der Beute*.

Der auffällig hohe Wert der Innentemperatur einerseits, die Konstanz der klimatischen Verhältnisse im Brutbezirk andererseits sind nur möglich durch aktive Regulierung der Bienen im Rahmen eines sozialen Wasser- und Wärmehaushalts. Art und Umfang dieser Maßnahmen werden von der Wetterlage bestimmt. Einer drohenden Überhitzung muß anders begegnet werden als der Möglichkeit einer zu starken Abkühlung, und ein Ausgleich der Feuchteschwankungen erfordert wiederum eigene Vorkehrungen, wie durch die Arbeiten von W. R. HESS 1926, HIMMER 1927 u. 1932, BÜDEL 1948 und LINDAUER 1954 gezeigt werden konnte. Auch auf diese Weise sind, durch meteorologische Elemente bedingt, eventuell erhebliche Umgruppierungen auf dem Arbeitsmarkt notwendig.

γ) Als letztes Beispiel sei die *Lebensdauer* der Bienen angeführt. Diese wird durch hinreichende Versorgung mit Pollen (vor allem bis zum 10. Lebenstag) erhöht, und dabei wahrscheinlich die Widerstandskraft des Körpers gegen *Nosema*-Erkrankung gestärkt (BEUTLER und OPFINGER 1948, 1950). Auf den Zusammenhang zwischen Pollenangebot und Witterung war schon hingewiesen worden.

Schließlich konnte SCHUÀ (1955b) zeigen, daß die Zahl der Toten bei Kaltfrontdurchgang im Winter erhöht ist.

Während der Trachtzeit fällt eine große Anzahl von Feldbienen plötzlich einsetzenden Regenfällen und Böen zum Opfer, oder wird, besonders bei weit ausgedehntem Sammelflug, von der abendlichen Abkühlung überrascht. So steht die Lebensdauer einer Biene gleichzeitig in indirekter wie auch in direkter Beziehung zu den Wetterereignissen.

II. Direkte Wirkung des Wetters

1. Induktion spezifischer Reaktionen

Es gibt Verhaltensweisen, deren Zustandekommen nur unter ganz bestimmten meteorologischen Voraussetzungen gewährleistet ist, und Vorgänge, deren Auslösung nur durch besondere Wetterkonstellationen erfolgt.

Hierzu gehört die *Möglichkeit des Ausflugs* für Such- und Sammelbienen. Die Zahl der Trachttage im Jahr, an denen mehr eingetragen werden kann, als zum augenblicklichen Verbrauch nötig ist, wird ganz von der Witterung bestimmt. Die Außentemperatur muß z. B. ein Minimum von etwa 8° C überschritten haben, ehe der Flugbetrieb einsetzt (BUTTEL-REEPEN 1900, KLEBER 1935).

Vielfach können durch die ausgelösten Reaktionen drohende Gefahren vermieden werden. Beim Herannahen eines Unwetters stürzen die Feldbienen oft in großen Scharen zurück in den Stock (BUTTEL-REEPEN 1900, SCHUÀ 1952a). Vor allem sind es die Fernsammlerinnen, die den Flug frühzeitig einstellen (KNAFFL 1953, BOCH 1956 und eigene Beobachtungen).

Im Spätherbst oder am Abend sind am Futterplatz häufig Bienen zu beobachten, die minutenlang *pumpen und schwaches Flügelzittern* zeigen. Dies steht offensichtlich im Zusammenhang mit der niedrigen Lufttemperatur und einem starken Wärmedefizit des Bienenkörpers (KROGH u. ZEUTHEN 1941, SOTAVALTA 1954b, ESCH 1960).

Säuberungs- und Putzbewegungen, wie sie die heimkehrenden Feldbienen oft ausgiebig und ohne ersichtlichen Grund ausführen, können nicht nur durch Beschmutzung, sondern allein durch meteorologische Vorgänge veranlaßt sein. BEECKEN (1934) konnte experimentell nachweisen, daß plötzliche Änderungen der Lichtintensität, der Temperatur oder des Luftdrucks in diesem Sinn auslösend wirken.

2. Modifizierung verschiedener Abläufe

Neben den oben beschriebenen, durch das Wetter direkt ausgelösten Reaktionen gibt es in allen Lebensbereichen der Bienen Vorgänge, deren Ablauf durch die jeweiligen klimatischen Verhältnisse nur mehr oder weniger gefördert oder gehemmt wird.

Einige Beispiele mögen dies veranschaulichen:

Zahlreiche Untersuchungen liegen über die Abhängigkeit verschiedener *Stoffwechselfunktionen* von meteorologischen Elementen vor. Als Maß für die Intensität des Stoffwechsels wurden geprüft: Nahrungsaufnahme und Wasserverbrauch (ALTMANN 1958, FREE und SPENCER-BOOTH 1958), O₂-Konsum, CO₂-Abgabe und Wärmeproduktion (PARHON 1909, ZANDER und STEIDLE 1921, FARRAR 1931, KOSMIN u. Mitarb.

1932, WOODWORTH 1936, SOTAVALTA 1954b sowie ALLEN 1959). Es stellte sich vor allem eine Beeinflussung durch die Temperatur heraus, doch sind auch Licht und relative Feuchte von Bedeutung. Durch Adaptationserscheinungen kann im Einzelfall die Erkennung der Zusammenhänge erschwert sein, worauf schon PARHON (1909) hinwies. Blutzuckergehalt (BEUTLER 1937), lokomotorische Aktivität (GÖTZE 1926, KALABUCHOW 1934) und Flügelschlagfrequenz (SOTAVALTA 1954b) sind ebenfalls abhängig von meteorologischen, besonders von thermischen Faktoren.

Je nach der Wetterlage nimmt auch das „*Vorspiel*“ einen wechselnden Verlauf. Während an trüben Tagen dieses Treiben nur von kurzer Dauer und wenig auffällig ist, kann es sich bei warmem und sonnigem Wetter über mehr als eine Stunde ausdehnen, vor allem wenn eine längere Regenperiode den Flug an den Vortagen beeinträchtigte. In solchen Fällen ist oft das halbe Volk gleichzeitig, teils vorspielend, teils sterzelnd außerhalb der Beute anzutreffen (SCHUÀ 1952a und eigene Beobachtungen, s. S. 69).

SCHUÀ (1952a) konnte überdies zeigen, daß auch der *Wächterdienst* am Flugloch nicht immer mit der gleichen Genauigkeit ausgeübt wird. Die Aufmerksamkeit und Strenge, mit der die heimkehrenden Sammlerinnen gemustert werden, unterliegen wetterbedingten Schwankungen, und nicht jeden Tag gelingt es einer Räuberbiene oder gar einer Wespe, ungeschoren zu den verlockenden Honigvorräten zu gelangen. Besonders bei schwülem Wetter zeichnen sich die Wächter durch Reizbarkeit und Angriffslust aus.

Neben der Möglichkeit, überhaupt auf Tracht auszufliegen, steht auch die *Intensität der Sammeltätigkeit* im Zusammenhang mit biosphärischen Vorgängen. Schon der Flugbeginn verschiebt sich an trüben Tagen auf einen späteren Zeitpunkt (LUNDIE 1925). BUTLER und FINNEY (1942) wiesen nach, daß die Zahl der abfliegenden Feldbienen stark von den Strahlungsverhältnissen abhängt. Die maximal erreichte Flugweite wird allerdings erst durch extreme Wetterbedingungen merklich beeinflusst (BEUTLER 1954).

Auch die Einzelbiene zeigt Schwankungen ihrer Sammelleistung. WILSON (1926) beobachtete, daß die Zahl der Blütenbesuche in der Zeiteinheit bei kühler Witterung deutlich herabgesetzt ist. Dies könnte zwar seine Ursache ebenso in einer indirekten Wetterwirkung, nämlich der geringeren Anzahl geöffneter Blüten und dem längeren Flugweg zwischen diesen haben. SCHUÀ (1952a) stellte jedoch fest, daß auch am künstlichen Futterplatz, also in gleichbleibender Entfernung, unter ungünstigen meteorologischen Verhältnissen die Anflüge einer Einzelbiene seltener sind. Die wechselnde Dauer eines vollständigen Sammelflugs rührt daher, daß alle Phasen wetterabhängig sind, teils mehr von

der Temperatur, teils von den Windverhältnissen. Kurzfristige Schwankungen der Saugleistung bringt SCHUA in Zusammenhang mit Oscillationen des elektrischen Potentialgefälles der Luft.

Wie aus der kurzen Zusammenstellung der bisherigen Untersuchungen hervorgeht, ist der Einfluß des Wetters in fast allen Bereichen des Bienenlebens deutlich zu erkennen; am ausgeprägtesten natürlich bei der Sammeltätigkeit, während der die Biene den Vorgängen der Atmosphäre besonders ausgesetzt ist. So ergab sich daraus zwanglos die weitere Frage, *ob nicht auch im Tanzverhalten, das sich ja auf den Sammelflug bezieht, Rückwirkungen des meteorologischen Geschehens nachzuweisen sind.*

Tänze sind die Form der Verständigung unter den Bienen (v. FRISCH 1923). Eine Verständigung erfolgt beim Nahrungserwerb und bei der Wohnungssuche. Hat eine Arbeiterin eine wichtige Entdeckung gemacht, so verkündet sie das nach ihrer Rückkehr durch einen Tanz. Pollen-, Nektar- und Wassersammlerinnen sowie Spurbienen bedienen sich des gleichen Schlüssels, um die Lage einer üppigen Trachtquelle, einer günstigen Wasserstelle oder einer neuen Behausung zu kennzeichnen (v. FRISCH 1946a, LINDAUER 1954a, 1955).

Eine Beeinflussung des Tanzverhaltens, speziell durch das Wetter, ist grundsätzlich auf dreierlei Weise denkbar:

1. Es kann die *Häufigkeit* der Tänze schwanken, welche die Feldbienen nach erfolgreichem Flug aufführen.
2. *Lebhaftigkeit* bzw. Dauer der Tänze können Unterschiede aufweisen.
3. Schließlich können auch die im Tanz übermittelten *Angaben* verändert werden.

Im folgenden sei versucht, eine Übersicht über unsere bisherigen Kenntnisse zu geben, die zugleich Grundlage der eigenen Untersuchungen sind.

a) Die Häufigkeit der Tänze. Eine Wetterabhängigkeit des Auftretens von Tänzen war einem aufmerksamen Imker schon vor jeder genaueren Kenntnis von deren Sinn aufgefallen. So schreibt UNHOCH 1823 (zitiert nach v. FRISCH): „Ich beobachtete diesen Tanz meistens nur an schönen heitern Tagen, und bey guten Stöcken, hingegen bey trüben Wetter und an mageren oder weiselosen Stöcken wird man ihn nie wahrnehmen.“ Den eigentlichen Voraussetzungen für das Vorkommen von Tänzen konnte allerdings erst nachgespürt werden, nachdem es K. v. FRISCH gelungen war, deren biologische Bedeutung aufzuzeigen. Nur wenn die besuchte Futterquelle relativ rentabel ist, wird nach der Rückkehr im Stock durch einen Tanz auf sie hingewiesen. (Ähnliches gilt für die anderen Motive der Alarmierung.) In der Folge wurde eine große Anzahl verschiedener Merkmale gefunden, nach denen die Sammelbiene die Rentabilität beurteilt, und durch deren Zusammenwirken sich jene „Grenzkonzentration“ ergibt, die zur Auslösung von Tänzen mindestens erforderlich ist. Die allgemeine Wetterlage spielt offensichtlich eine Rolle, doch liegt eine genauere Analyse bisher nicht vor. Außer reichlichem Angebot und leichter Gewinnbarkeit der Tracht wird die Art der Darbietung mitbewertet, sowie die begleitenden Duft- bzw. Geschmacksstoffe und die bis zum Ziel zurückgelegte Entfernung. Von Bedeutung ist weiterhin — teils in einem Regelvorgang über die Abnahmezeit, teils durch direkte Störung infolge des Gedränges —

die Zahl der an andern Futterstellen erfolgreichen Sammlerinnen und die der Mitbesucher am gleichen Futterplatz. Über die genannte „allgemeine Tracht- und Vorratslage“, und damit über die Abnahmefreudigkeit im Stock, steht auch die Jahreszeit in Beziehung zur Tanzlust der heimkehrenden Sammelbienen (v. FRISCH 1922, 1923, 1942, 1952, 1956; LINDAUER 1948, KAPPEL 1953, BOCH 1956, KASCHER 1957).

b) Die Lebhaftigkeit der Tänze. Mit den Bedingungen, die zur Auslösung von Tänzen überhaupt führen, war zugleich die Ursache für deren wechselnde Lebhaftigkeit gefunden. Auch hier gilt das rationale Prinzip: je lohnender vergleichsweise der Beflug an der entdeckten Trachtquelle ist, desto stürmischer und anhaltender wird Verstärkung angeworben.

Aus dieser Sicht betrachtet, erscheint ein Einfluß des Wetters auf die Tanzfreudigkeit recht einleuchtend: ein Flug bei kaltem, böigem Wind und dunkler Bewölkung zum Beispiel ist nicht lohnend. Ganz abgesehen von den Verlusten an Flugbienen erfordert die Sammeltätigkeit unter solch ungünstigen Verhältnissen mehr Zeit und größere Kraftanstrengung, bringt also weniger Gewinn. Eine Alarmierung unterbleibt ganz oder erfolgt nur zögernd und ist dann ohne nachhaltige Wirkung auf die Stockgenossen. Bei aufziehendem Gewitter ist eine frühzeitige Einstellung der Werbung (und etwas später auch des Flugbetriebs, s. o.) ebenfalls biologisch sinnvoll. Eine Notiz BISSECKYS (1957) zeigt allerdings, daß sich nicht alle Phänomene mit dem Begriff der Rentabilität erklären lassen. Bei ihren Bienen, die den Weg zum Futterplatz zu Fuß zurückzulegen hatten, ließ „merkwürdigerweise gerade an strahlend schönen Tagen die Sammelfreudigkeit und Tanzlust zu wünschen übrig“. Ich konnte dasselbe auch an freifliegenden Sammlerinnen mehrfach feststellen.

c) Die im Tanz übermittelten Angaben. Über eine Einwirkung meteorologischer Elemente auf die *Tanzform*, welche ja einen ersten Hinweis auf die Entfernung des Ziels gibt, ist nichts bekannt.

Auch die *Richtungsweisung* funktioniert weitgehend unabhängig vom Wetter. Die Tänzerin zeigt ja die Richtung vom Stock zur Futterquelle und benützt dabei die Sonne als Bezugspunkt. Die Leistungsfähigkeit des Bienenauges und eine zentrale Verrechnung der aufgenommenen Eindrücke ermöglichen eine präzise Mitteilung auch dann, wenn das Gestirn nicht unmittelbar zu sehen ist (Bewölkung!) oder unter anderem Winkel erscheint (Wind!) (vgl. v. FRISCH 1946ff., v. FRISCH, LINDAUER u. SCHMEIDLER 1960 sowie v. FRISCH u. LINDAUER 1955).

Geringe Differenzen in der Richtungsweisung gehen auf individuelle Unterschiede zwischen den verschiedenen Tänzerinnen zurück. Die Neigung zu einseitiger Abweichung vom wirklichen Sonnenwinkel bleibt für die einzelne Sammlerin zeitlebens und für alle Entfernungen in der gleichen Größenordnung; doch nimmt die Schwankungsbreite der Angaben mit zunehmendem Alter ab (SCHWEIGER 1958). Die Mißweisung ist nicht wetterabhängig (v. FRISCH u. LINDAUER 1961, v. FRISCH 1962).

In stärkerem Umfang als die Richtungsweisung werden die *Entfernungsangaben* der Tänzerinnen von verschiedenen inneren und äußeren, auch meteorologischen Faktoren beeinflusst. Bei Bienen, die denselben Weg zum Futterplatz zurückgelegt hatten, war zunächst die Übereinstimmung im Tanzrhythmus aufgefallen. Erst bei genauerem Vergleich stellte sich doch eine beträchtliche Variabilität heraus, d.h. trotz unveränderter Flugweite meßbare Abweichungen sowohl zwischen einzelnen Tänzerinnen als auch von Versuch zu Versuch.

Die Arbeiten der letzten Jahre zeigten, daß eine ganze Reihe von Ursachen für die Streuung verantwortlich sind.

Der weitere Rahmen des Tanztempos einer Biene wird durch deren Zugehörigkeit zu einer bestimmten *Art* und *Rasse* gegeben. In Mischvölkern treten daher Verständigungsschwierigkeiten auf (STECHE 1954, LINDAUER 1956, 1958, 1959, БОЧ 1957). Aber schon K. v. FRISCH (1946, 1948) hatte beobachtet, daß auch innerhalb einer Bienenrasse das eine *Volk* zu schnellerem, das andere zu etwas langsamerem Rhythmus neigt, und daß zudem die Tanzgeschwindigkeit einzelner *Individuen* desselben Volks differieren kann. SCHWEIGER (1958) verfolgte die individuellen Unterschiede weiter und fand bei der Auswertung eines großen Materials, daß diese durch das meist verschiedene *Flugalter* der betreffenden Tänzerinnen bedingt sind. Alte, eingeflogene Sammlerinnen tanzen für alle Entfernungen des Ziels langsamer als junge Flugbienen. Besonders auffällig ist der Abfall der Tanzfrequenz während der ersten Tage des Außendienstes. — Ob über die altersbedingten Differenzen hinaus noch Unterschiede zwischen einzelnen Tänzerinnen bestehen, wurde von SCHWEIGER nicht geprüft (vgl. hierzu S. 111 der vorliegenden Arbeit). — SCHWEIGER bildete aus den gemessenen Entfernungsangaben jeweils das Mittel über einen längeren Zeitraum (mindestens mehrere Stunden) und zog hierzu nur die Beobachtungen an ruhigen Tagen heran. So war anzunehmen, daß eventuell wirksame Außenfaktoren alle Sammlerinnen ähnlich beeinflußt hatten und sich deshalb beim Vergleich heraus hoben.

Schon bei früheren Untersuchungen hatte sich nämlich herausgestellt, daß die Schwankungen des Tanzrhythmus nicht regellos auftreten, sondern daß die einzelnen Bienen in ihrer Entfernungs meldung vielfach gleichsinnig vom Durchschnitt längerer Beobachtungsreihen abweichen. Daher lag der Gedanke nahe, daß auch Außenbedingungen für die Höhe der Tanzfrequenz von Bedeutung sind.

STECHE gab 1954 und 1957 eine Beziehung des Tanztempos zur *Futterkonzentration* an: je besser das gebotene Zuckerwasser, desto schneller der Werbetanz. v. FRISCH und JANDER (1957) konnten diesen Befund jedoch nicht voll bestätigen. Sie fanden eine gesicherte Beeinflussung der Rücklaufzeit durch verschiedene Molarität der Zuckerlösung. Dagegen ergab sich für die Differenz der gesamten Umlaufzeit (als Kehrwert der Tanzfrequenz) nur eine Wahrscheinlichkeit zwischen 95 und 99%. Diese liegt noch innerhalb der eingebürgerten Zufallsgrenze, wenn auch verdächtig nahe, so daß eine nochmalige Nachprüfung gerechtfertigt wäre.

Eindeutig erwiesen ist die Wirkung gewisser *Pharmaka*, die als Zusatz zur Futterlösung den Tanzrhythmus im Fall von Chinin verlangsamen, im Fall von Adrenalin und Thyroxin beschleunigen (WERNER 1954).

SCHIFFERER (1952) stellte fest, daß sich die Zahl der Schwänzellaufe in der Zeiteinheit auch mit der *Belastung* einer Sammlerin ändert. Bienen, die zusätzlich ein Metallplättchen von 55 mg Gewicht zu tragen hatten, gaben nach dem Flug im Stock eine größere Entfernung an als unbelastete Kontrolltiere.

Versuche, die HERAN gemeinsam mit WANKE (1952) durchführte, zeigten, daß die *Neigung der Flugbahn* ebenfalls eine Rolle spielt. Sammelbienen, die die Strecke zum Futterplatz bergauf zurückzulegen hatten, tanzten langsamer als solche, die durch einen Flug bergab ans Ziel gelangt waren.

Zu den Elementen, die die Höhe der Tanzfrequenz bestimmen, gehören schließlich auch verschiedene meteorologische Größen. K. v. FRISCH erkannte schon 1948, daß die Tänzerinnen je nach den *Windverhältnissen* ein unterschiedliches Tempo einhalten. Trifft die Biene beim Hinflug Gegenwind an, so wird im Stock ein weiterer Weg gemeldet als dies bei ruhiger Luft der Fall ist. Wenn dagegen Mitwind den Flug zum Futterplatz unterstützt, zeichnen sich die Werbetänze durch besonders raschen Rhythmus aus. SCHIFFERER (1952) konnte diesen Tatbestand auch experimentell nachprüfen. Bienen, die mit einem Stanniolfähnchen versehen waren und auf diese Weise beim Flug einen höheren Luftwiderstand zu überwinden

hatten, verhielten sich wie bei Gegenwind: sie tanzten langsamer. — Angaben über die Entfernungsweise bei Seitenwind sowie bei verschiedenen Windstärken stehen bisher noch aus.

Dagegen liegen über die Beziehung der *Temperatur* zum Tanzrhythmus schon von zwei Seiten Beobachtungen vor. Ein exakter Nachweis, daß es sich tatsächlich um signifikante Unterschiede handelt, konnte allerdings nicht erbracht werden. WERNER (1954) schildert, daß infolge eines plötzlichen Wetterumschlags mit gleichzeitigem Temperatursturz von 25 auf etwa 15° C das durchschnittliche Tanztempo deutlich absank. — Hier sind folgende Einwände möglich: a) Der Vergleich beruht auf etwa 30 Messungen je Versuchsgruppe. Bei dieser relativ geringen Anzahl ist der Stichprobenfehler noch ziemlich hoch anzusetzen. Der beobachtete Unterschied kann zufällig sein. (Statistische Daten wurden nicht angegeben.) b) Es fehlt ein Hinweis, ob es sich bei warmer und kalter Temperatur um dieselben Tänzerinnen handelte. Auch innerhalb eines Volkes können beträchtliche Differenzen bestehen. c) Ein Wetterumschlag ist stets ein komplexer Vorgang, verbunden mit einer Änderung sehr vieler Elemente. Der beobachtete Temperaturabfall ist oft nur ein einzelnes, wenn auch auffälliges Symptom des vielschichtigen Geschehens. Es ist durchaus denkbar, daß ein vorher herrschender Mitwind in Gegenwind umschlug und ohne Mitwirkung der Temperatur für die verminderte Tanzfrequenz verantwortlich war. — Da es sich im betreffenden Beobachtungsjahr um den Abschluß der Versuche WERNERS handelte, konnte der Befund nicht weiter gestützt werden.

Auch HERAN versuchte in seiner eingehenden Arbeit über die Wehrnehmungsgrundlage der Entfernungsweise, Klarheit über den Temperatureinfluß zu gewinnen. Unter etwa 900 Tanzmessungen fand er 75 Paare, bei denen sich die entsprechenden Flugbedingungen im wesentlichen nur in der Luftwärme unterschieden. So wurde hier wirklich die Temperaturwirkung erfaßt. 41 Vergleichspaare mit einer Temperaturdifferenz unter 4° C zeigten keinen Einfluß. Bei den restlichen 34 Wertepaaren war der Unterschied größer als 4° C: in 25 Fällen tanzten die Bienen bei höherer Temperatur rascher, in 3 Fällen dagegen langsamer. HERAN kommt zu dem Schluß: „Der Vergleich der Temperatur mit dem Tanzrhythmus ist unbefriedigend.“

Die Beobachtungen bei Rücken- und Gegenwind, die Steilhangversuche und die Richtungsangabe weisen darauf hin, daß für die Mitteilung im Tanz vor allem die Eindrücke während des *Hinfluges* maßgebend sind. Hierfür sprechen auch die Versetzungsversuche von HERAN und WANKE (1952): Bienen, die beim Saugen am Futterplatz in andere Distanz vom Stock gebracht werden, zeigen die Entfernung des Hinflugs. Bei stärkeren Versetzungen muß allerdings der Rückweg neu erlernt werden; er wird zu einem „Hinflug zum Stock“ und kommt auch im Tanz zur Geltung: die Sammlerin meldet das Mittel zwischen beiden Strecken (OTTO 1959).

Die Variabilität der Entfernungsweise legte den Gedanken nahe, daß nicht der absolute Abstand des Ziels Grundlage der Angaben ist. Die Altersabhängigkeit der Frequenz gibt deutlich zu erkennen, daß kein absolutes Maß vorhanden ist. Wind- und Belastungsversuche lassen sich in dem Sinn interpretieren, daß den Tänzern eine Schätzung des Zeit- oder Kraftaufwands zugrunde liegt. Die Messungen BISETZKYS (1957) sprechen gegen die erste Möglichkeit, ohne jedoch die zweite zu beweisen. Sie zeigten, daß nach einem Fußmarsch von 3—4 m der Tanzrhythmus derselbe ist wie nach einem Flug von 50—100 m, obwohl die benötigten Zeiten deutlich verschieden sind. Ob der Kraftaufwand in beiden Fällen tatsächlich übereinstimmt, wurde nicht geprüft. HERAN (1956, 1958) kommt bei der Auswertung seiner Hangversuche zu der Auffassung, daß die befriedigendste Deutung der Streuung möglich ist, wenn man annimmt, daß der Tanzrhythmus sich nach dem *Kraftaufwand* beim Hinflug richtet.

Die obige Darstellung versuchte einen Überblick über die Bedeutung des Wetters für die Biene allgemein, und speziell über die verschiedenen, auch meteorologischen Ursachen der Variabilität der Tänze zu geben. Die Ergebnisse bildeten den Ausgangspunkt der *eigenen Untersuchungen*. Diese hatten in erster Linie zum Ziel, die Unklarheiten über den Einfluß der *Außentemperatur* auf die Entfernungsweisung zu beseitigen. Die Aufgabe war nur zu lösen, wenn gleichzeitig alle bekannten Faktoren, die den Tanzrhythmus bestimmen, mitberücksichtigt wurden.

Darüber hinaus schien es lohnend, die Untersuchung auch auf *andere Wetterelemente* auszudehnen. Dies war zumindest für die Faktoren des thermischen Wirkungskomplexes naheliegend. Falls die Außentemperatur über den Wärmehaushalt des Bienenkörpers in den Tanzrhythmus eingreift, wäre es denkbar, daß auch Strahlung und Feuchte auf demselben Weg zur Wirkung kommen. Diese Größen sind bei einer Änderung der Temperatur nie über längere Zeit konstant, und die Biene ist ihnen bei der Sammeltätigkeit, über die sie im Tanz Angaben macht, frei exponiert. Die weitere Auswahl der berücksichtigten meteorologischen Faktoren richtete sich nach der Wahrscheinlichkeit ihrer Wirkung und der Möglichkeit einer laufenden Registrierung. Doch war die Zahl der auswertbaren Wetterelemente von vornherein beschränkt, da den maximal erreichbaren Tanzmessungen aus zeitlichen Gründen eine obere Grenze gesetzt war, und eine zu starke Aufsplitterung des Beobachtungsmaterials nicht zweckmäßig schien. (Hierbei würden zwar die Umweltbedingungen präzisiert und die Angaben dadurch primär an Schärfe gewinnen; doch tritt bei den so entstehenden kleinen Messungsreihen die individuelle Streuung gleichzeitig viel stärker hervor, so daß letztlich die Zuverlässigkeit der Aussagen über die wetterbedingte Variabilität sinkt.)

Folgende Außenfaktoren bzw. meteorologische Erscheinungen wurden in die Analyse einbezogen:

I. Einzelelemente: 1. Strahlung; 2. Temperatur; 3. Luftfeuchtigkeit; 4. Bewölkung; 5. Niederschlag; 6. Luftdruck; 7. Wind.

II. Komplexe Elemente: 8. Schwüle; 9. Föhn; 10. Gewitter

Neben der isolierten Betrachtung der genannten Größen wurde versucht, das Gesamtgefüge des Wetters, soweit sich dieses als Ganzes klassifizieren läßt, zum Tanztempo in Beziehung zu setzen. Hierbei sind dann auch die nicht einzeln berücksichtigten Faktoren und deren Korrelationen in die Untersuchung eingeschlossen.

Es war also allgemein zu prüfen, *in welchem Maße und auf welche Weise die während des Flugs, am Futterplatz und auf dem Tanzboden selbst herrschenden Verhältnisse die Entfernungsweisung der Sammlerin beeinflussen.*

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. K. v. FRISCH danke ich herzlich für die Anregung zu vorliegender Arbeit, sowie für sein stetes Interesse, seine Unterstützung und wertvollen Ratschläge bei ihrer Durchführung. Herrn Prof. Dr. LINDAUER und Herrn Priv.-Doz. Dr. RENNER bin ich für wichtige Hinweise zu Dank verpflichtet, und nicht zuletzt auch vielen hier ungenannten Helfern, die bei Hitze und Kälte am Futterplatz nach dem Rechten sahen.

C. Methodik

Im Rahmen der Arbeit waren die *Wettervorgänge* einerseits, der jeweilige *Rhythmus der Bientänze* andererseits zu messen und anschließend in Beziehung zueinander zu setzen. Jedoch ließen sich die allgemeinen Prinzipien der Planung und Durchführung polyfaktorieller Versuche nicht, oder nur zum Teil anwenden. Das lag in der Natur der Sache:

1. Das Wettergeschehen ist nicht zu beeinflussen. Auch eine Vorhersage, die über die allgemeine Wetterlage hinaus den zeitlichen Gang einzelner Elemente in seiner lokalklimatischen Ausprägung am Versuchsort angibt, ist bisher nicht mit der erforderlichen Genauigkeit möglich. Es war also notwendig, wenn die Bedingungen zum Ausflug gegeben waren, die Bienen möglichst dauernd zu beobachten, um so bei den verschiedensten auftretenden Wetterkonstellationen eine hinreichende Anzahl von Tänzen erfassen zu können.

2. Das Wetter ist stets ein komplexes Geschehen. Eine Vielzahl von Variablen ist daran beteiligt. Alle diese Größen ändern sich laufend, also gleichzeitig. Es ist somit nicht möglich, die Wirkung eines Faktors bei sonst konstantem biosphärischen Milieu an denselben Bienen in einer zusammenhängenden Beobachtungsreihe zu verfolgen. Eine solche isolierte Betrachtung von Einzelementen läßt sich erst nachträglich durch entsprechende Zusammenstellung der Meßwerte eines langen Zeitraums und mit Hilfe statistischer Methoden anstellen.

Die große Zahl einzelner Faktoren ergibt eine Fülle von Kombinationen, für die die zugehörigen Tanzrhythmen zu bestimmen sind. Aber das umfangreiche Kombinationsschema kann auch bei dauernder Beobachtung nicht vollständig und außerdem nur extrem ungleichmäßig mit Tanzmessungen ausgefüllt werden. Das hat folgende Gründe:

a) Die „Akkordschwankungen“ der Wetterelemente erfolgen bei derselben Luftmasse nicht unabhängig voneinander, sondern stets mehr oder weniger fest korreliert. So geht z.B. hohe Außentemperatur im allgemeinen mit niederer relativer Luftfeuchte einher. (Deshalb ist auch nicht ohne weiteres ersichtlich, welcher Faktor die tatsächliche Ursache einer Erscheinung ist.) Viele Kombinationsmöglichkeiten werden sehr selten oder überhaupt nie realisiert, was sich teils aus den Erfahrungen in unserem Klimabereich, teils aber auch aus theoretischen Erwägungen ergibt. Starke Einstrahlung führt z.B. immer zu thermischer Luftbewegung, wird also nie bei Windstille beobachtet.

b) Die biosphärischen Elemente ändern sich oft sehr rasch. Da jede Tanzmessung eine gewisse Zeit erfordert, ist es vielfach technisch nicht möglich, für eine bestimmte Faktorenverbindung bei nur einmaligem Vorkommen eine hinreichende Anzahl von Werten zu gewinnen. Eine genaue Wiederholung der gleichen Wetterkonstellation ist jedoch sehr selten; um so mehr, je schärfer diese umrissen wird. Für mehrere Kombinationen konnte selbst im Lauf einer dreijährigen Beobachtungszeit eine Wiederkehr nicht festgestellt werden.

c) Schließlich rührt die ungleichmäßige Verteilung der Werte auf die einzelnen Faktorenverbindungen auch von den Flug- und Tanzgewohnheiten der Bienen selbst her. Die Sammeltätigkeit wird nicht bei jedem Wetter mit gleichem Eifer betrieben. Unter sehr widrigen Verhältnissen wird der Flug ganz eingestellt. Während an trüben Tagen oft Viertelstunden ohne einen meßbaren Tanz vergehen, werben unter günstigen Bedingungen häufig 30 oder mehr Sammlerinnen gleichzeitig für den beflogenen Futterplatz.

Bei einer genauen Analyse des Wettereinflusses auf den Tanzrhythmus müssen alle *anderen Streuungsursachen* mitberücksichtigt werden. Im Vergleich zu der meteorotropen Variabilität sind besonders die durch innere Faktoren bedingten Differenzen sehr groß. Interindividuelle Unterschiede, die auf verschiedenem Alter und „Temperament“ der einzelnen Tänzerinnen beruhen, sind bei allen Beobachtungen mit im Spiel. Auch die Rassegleichheit der Bienen ist trotz Zugehörigkeit zum selben Volk nicht immer über längere Zeit gewährleistet (RUTTENBER 1957). Die individuellen Schwankungen lassen sich methodisch höchstens einschränken, aber nie ganz ausschalten. Die Schwierigkeiten, die sich daraus für die Bestimmung des Wettereinflusses ergeben, liegen auf der Hand: es kann im Einzelfall nie mit Sicherheit angegeben werden, ob eine hohe Frequenz durch das besondere Zusammenwirken von Außenfaktoren zustande kam, oder aber die Folge einer individuell abweichenden Beziehung zwischen Tanzrhythmus und zurückgelegter Entfernung bei der beobachteten Biene war. Wenigstens im Endergebnis lassen sich die störenden individuellen Differenzen weitgehend eliminieren, wenn für jede Faktorkombination nicht nur ein Tanzwert bestimmt, sondern an einer möglichst einheitlichen Bienenschar ein umfangreiches Material gewonnen und anschließend statistisch ausgewertet wird. Beim Messen der Tänze sind gewisse Vorsichtsmaßnahmen einzuhalten, um die Ergebnisse nicht durch subjektive Momente, etwa durch unbewußt einseitige Auswahl schneller Tänzerinnen zu verzerren.

I. Material

Alle hier mitgeteilten Beobachtungen wurden an Bienen der Krainer Rasse (*Apis mellifica carnica* POLLM.) gemacht. In den Versuchsjahren 1956, 1957 und 1958 standen mir teils gleichzeitig, teils nacheinander vier verschiedene Völker zur Verfügung, die mit Geschwisterköniginnen beweiselt waren und — abgesehen von geringfügig differierendem Niveau der Tanzfrequenz — grundsätzlich übereinstimmende Resultate lieferten.

Die Bienen waren in *Beobachtungskästen* (v. FRISCH 1922) untergebracht, die speziell für meinen Zweck umgebaut waren. Mit Hilfe einer elektrischen Heizanlage konnten die Versuche auch bei ungünstiger Witterung noch bis in den November hinein ausgedehnt werden. Zudem war es möglich, die Temperatur auf der Tanzfläche unabhängig von der Außentemperatur zu verstellen und so ihre Einwirkung auf die Höhe der Frequenz zu prüfen. Da sich die übrigen Umweltfaktoren ständig ändern, hatte der Wechsel der Stocktemperatur möglichst rasch zu erfolgen. Eine Steigerung von etwa 1° C pro Minute erwies sich als günstig. Dabei konnte ich nie eine Störung des Volkes bemerken, sofern eine Überhitzung der Waben vermieden wurde.

Ein Beobachtungsstock, der sich besonders bewährt hat, und in dem die Bienen ohne große Verluste auch im Winter gehalten werden können, sei im folgenden

kurz beschrieben (Abb. 1). Ein Holzrahmen *R* trägt die beiden eingehängten Waben, von denen die obere leicht auszuwechseln ist. Ein Keil am Flugloch lenkt die heimkehrenden Sammlerinnen auf die Beobachtungsseite. Durch ein Glasfenster sind die Vorgänge dort jederzeit zu verfolgen. Gleichzeitig schützen die Scheiben vor Auskühlung. Der Fensterrahmen *B* läßt sich abnehmen, so daß die Wabenfläche auch experimentellen Eingriffen zugänglich ist. Schutzdeckel (*S*)

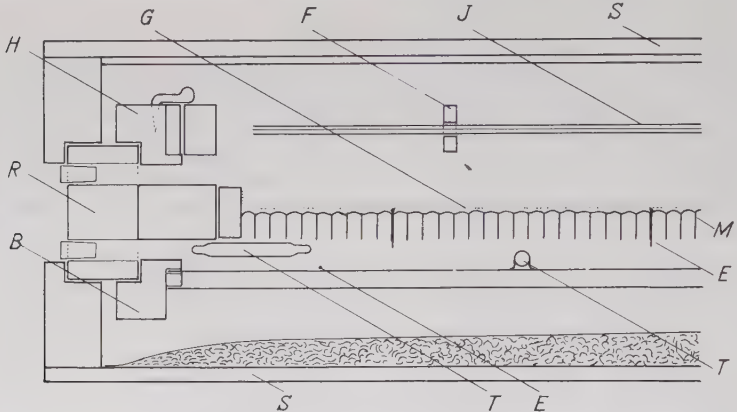


Abb. 1. Heizbarer Beobachtungsstock mit Meßeinrichtung. Horizontalschnitt im Bereich der unteren Wabe im Maßstab 1:3. *B* Rahmen mit Glasscheiben auf der Beobachtungsseite, *E* Thermoelemente, *F* Flacheisen als Halt für Heizröhren, *G* Drahtgeflecht, *H* Heizrahmen, *J* Röhren aus Jenaer Glas mit Heizdraht, *M* Meßwabe, *R* Rahmen des Beobachtungsstocks, *S* Schutzdeckel, *T* Quecksilberthermometer

dienen während der Versuchspausen als weitere Wärmeisolierung. Zusätzlich enthält der Stock eine Heizanlage und Einrichtungen zur Messung der Innentemperatur.

Die *Heizung* ist in den der Beobachtungsseite abgewandten Rahmen *H* eingebaut (Abb. 2). In dessen unterer Hälfte sind etwa 7,5 m Chromnickeldraht mit einem Nenndurchmesser von 0,5 mm und einem Widerstand von 5,6 Ω /m gespannt. Die einzelnen Windungen haben einen Abstand von 5 mm und verlaufen in Röhren aus Jenaer Glas (*J*), welche durch zwei entsprechend durchbohrte Flacheisen *F* gehalten werden (Abb. 3). Mit Hilfe eines regelbaren Vorschaltwiderstands kann die Heizleistung je nach Bedarf verändert werden. Bei raschem Temperaturwechsel wird sie auf etwa 120 W eingestellt, für Dauerheizung im Winter genügen 20 W. (Ursprünglich war als automatische Steuerung und Sicherung für die beobachtungsfreie Zeit noch ein Thermorelais und Kontaktthermometer angeschlossen. Dies erwies sich jedoch als überflüssig, da die Bienen bei schwacher Heizung die feinere Regulierung selbst übernehmen.) Um die ganze Anlage frei von Bienen zu halten, ist die obere Hälfte des Heizrahmens mit Drahtgaze (*G*) bespannt. Unten dagegen liegt dieses Drahtgeflecht direkt der Mittelwand der Wabe an. Die Zellwände auf der Heizseite wurden zuvor mit warmem Messer abgetragen. Auf diese Weise wurde die Wärmekapazität beträchtlich verringert, und eine — wenn nötig — rasche, fast gleichmäßige Erwärmung der Beobachtungsseite der unteren Wabe ermöglicht, ohne daß das Wachs in der Nähe der Heizdrähte zu schmelzen drohte. Für qualitative Versuche und lokale Temperaturerhöhung benützte ich gelegentlich einen Infrarotstrahler, der gegen die Tanzfläche gerichtet wurde.

Für mehr oder weniger schnellen Temperaturabfall sorgen Ausstrahlung und gegebenenfalls die Maßnahmen der Arbeiterinnen. Doch war an heißen Sommer-

tagen zusätzlich eine aktive *Kühlung* erforderlich. Diese bestand darin, daß ein Luftstrom von oben nach unten durch die Wabengassen geschickt wurde. Ausströmer aus porösem Material, wie sie für die Durchlüftung von Aquarien Verwendung finden, sind in den Stockrahmen eingelassen und vermeiden einen zu starken Zug, der bei direktem Anschluß an die Preßluftleitung des Zoologischen Instituts entstehen würde (Abb. 4).

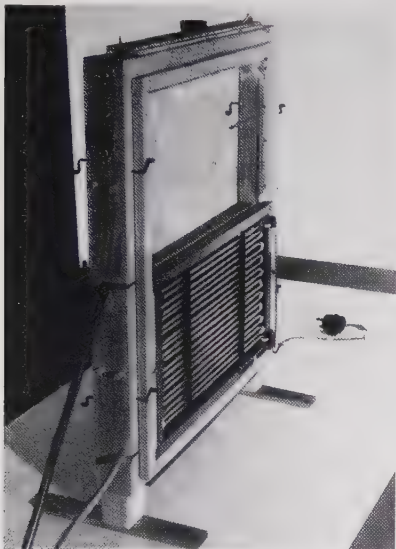


Abb. 2

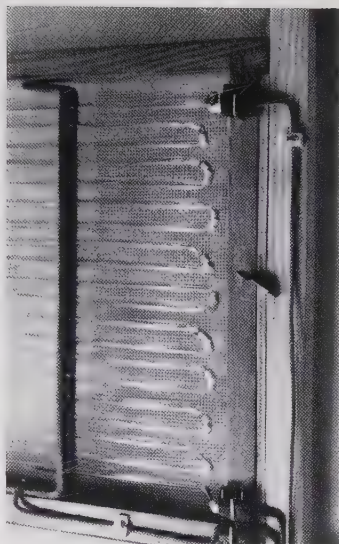


Abb. 3

Abb. 2. Heizseite des Versuchsstocks. Die mit Korken verschlossenen Durchbohrungen des Rahmens dienen zur Einführung der Quecksilberthermometer

Abb. 3. Heizeinrichtung. Dahinter Drahtgaze, um die Anlage bienenfrei zu halten



Abb. 4. Der Versuchsstock von oben. In der Nische links zwei Ausströmer für Kaltluft. Eine entsprechende Kühleinrichtung befindet sich im unteren Querrahmen (vgl. Abb. 5)

Als Tanzboden benützten die Nahsammlerinnen fast ausschließlich die untere Wabe *M* (vgl. BOCH 1956). Auf diese kann sich daher die Heizung beschränken, und auch die *Temperaturmessung* konzentriert sich auf den unteren Bereich.

Die Stocktemperatur wurde erstens mit kleinen Quecksilberthermometern *T* (Länge etwa 5 cm, Durchmesser 0,6 cm) bestimmt, welche einzeln geeicht waren und

eine Ablesung auf $\frac{1}{2}^{\circ}\text{C}$ genau zuließen. Sie waren teils durch Bohrungen von der Seite her in die Wabengasse eingeschoben, teils mit Tesafilm an der Innenscheibe des Stocks befestigt (Meßpunkte 1—9).

Infolge ihrer relativ großen Wärmekapazität zeigen die Quecksilberthermometer Durchschnittswerte, nicht jedoch die kurzfristigen, kleinen Schwankungen der Innentemperatur. Diese konnten mit Hilfe von Thermoelementen (E) erfaßt werden, welche bei genügend kleiner Lötstelle empfindlicher als Quecksilberthermometer sind. Zu ihrer Herstellung verwendete ich isolierte Kupfer- und Konstantandrähte (Durchmesser 0,1 bzw. 0,3 mm), deren blanke Enden mit Silberlot 25 verbunden wurden.

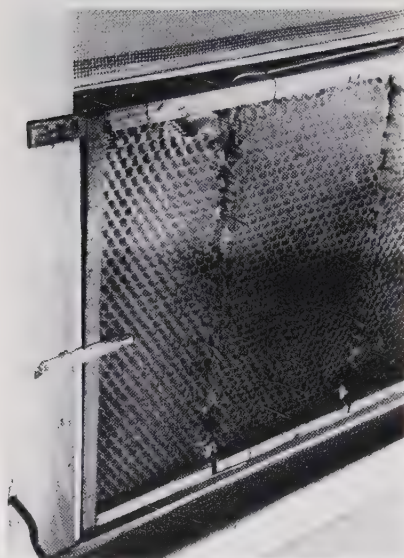


Abb. 5. Der Tanzboden der Sammlerinnen. Die Meßwabe mit Quecksilberthermometer und Thermoelementen. Die Aufnahme wurde vor Einsetzen des Volks gemacht. Durch die Installation beschädigte Zellen wurden sofort ausgebessert. Obere Wabe herausgenommen, um die dahinterliegende Drahtbespannung zu zeigen

Sechs der Elemente wurden in die Meßwabe in der Weise eingebaut, daß die Ableitungen zunächst der Mittelwand anlagen, die Lötstellen aber 0,6 cm über die Oberfläche vorragten (Abb. 5). Der vertikale Abstand der in 2mal 3 Reihen angeordneten Meßpunkte betrug 7,5 cm, der horizontale je 10 cm. Schäden, die bei der Installation an den Zellen entstanden, wurden von den Bienen in kurzer Zeit ausgebessert. Zwei weitere Thermoelemente standen auf Lücke zu den Vertikalreihen, waren jedoch nicht in der Meßwabe selbst, sondern an der Innenscheibe des Beobachtungsrahmens befestigt, längs dessen Unterkante die freien Enden weggeführt wurden. Schließlich blieben noch 2 Thermoelemente gleicher Bauart außerhalb des Stocks zu freier Verfügung. Da als Scheibe ein mehrfach feindurchbohrtes Plexiglas eingesetzt war, konnten mit ihrer Hilfe von außen genaue Temperaturwerte zwischen den festen Meßpunkten ermittelt werden.

Sämtliche Ableitungen waren zum Schutz gegen Strahlung und gegen mechanische Beanspruchung in hellen

Mipolamschlauch eingezogen. Die Kupferdrähte konnten einzeln an ein Multiflex-Galvanometer angeschlossen werden. Die Konstantandrähte waren gemeinsam mit einem starken Kupferdraht verlötet, der seinerseits wieder zum Galvanometer führte. Die Sammellötstelle steckte in der Bohrung eines Kupferklotzes und wurde in einem Dewargefäß auf 0°C gehalten. In eine zweite Bohrung war ein Thermometer eingelassen, mit dem diese Temperatur kontrolliert werden konnte. Der Kupferblock hatte die Aufgabe, eine eventuelle Schichtung des Eisbades auszugleichen. Alle Elemente wurden vor und nach dem Einbau bei verschiedener Heizleistung geeicht und laufend überprüft. Die Auswertung der Galvanometerablesungen erfolgte nach der Eichkurve, nicht nach der theoretischen Beziehung zwischen Temperaturdifferenz und Thermospannung. Die Ablesegenauigkeit betrug $0,5^{\circ}\text{C}$ – eine genauere Bestimmung der Stocktemperatur ist wegen der ständigen lokalen Schwankungen nicht sinnvoll.

Während die untere Wabe den Bienen vorwiegend als Tanzboden diente, wurde in der oberen Honig gespeichert und das Brutnest angelegt. Waren die Vorräte zu stark angewachsen, so mußte die Honigwabe gegen eine leere ausgetauscht werden. Wenn wieder genügend Platz vorhanden war, ging die Abnahme des Zuckerwassers rasch vonstatten, und lebhaftes, gut zu messende Tänze waren die Folge. Andererseits durften die Reserven bei schlechter Tracht nicht unter eine bestimmte Grenze absinken. Durch rechtzeitige Innenfütterung wurde eine Beeinträchtigung der Bruttätigkeit vermieden.

Es war nämlich von größter Wichtigkeit, die Aufzucht von Jungbienen möglichst lang und möglichst intensiv in Gang zu halten. Nur so war das ganze Jahr hindurch eine ähnliche altersmäßige Zusammensetzung der Tänzerinnenschar und damit eine Vergleichbarkeit der Meßergebnisse verschiedener Versuchstage gewährleistet. Bei Beobachtungen im Herbst wurde der Brutbezirk durch eine vor die Scheiben gehängte Zellstofflage gegen Auskühlung geschützt. Trotz dieser Maßnahme stellte die Königin die Eiablage meist schon im September ganz ein. Daher hielt ich stets mindestens eines der genannten 4 Völker in normaler Holzbeute. Dieser konnten noch im Spätherbst gedeckelte Brutwaben entnommen, und die im Thermostat geschlüpften Bienen dem Versuchsvolk zugesetzt werden. Nach einiger Zeit wurden die jungen Flugbienen anstelle der abgeflogenen Sammlerinnen gezeichnet, so daß die ausgewählte und beobachtete Schar nie überaltert war.

II. Durchführung der Versuche

Die Beobachtungskästen wurden in Bienenständen aufgestellt, welche gegen Witterungseinflüsse mit Hartfaserplatten verkleidet und gegen Einstrahlung durch weißen Anstrich geschützt waren. Die Bienen des „Stadtvolks“ standen im Garten des Zoologischen Instituts und hatten zum Futterplatz 385 m in nordnordöstlicher Richtung zurückzulegen. Als zweites Versuchsgelände benutzte ich das Max-Josefs-Geräumb im Forstenrieder Park (Kartenskizze bei BOCH, 1956). Hier konnte im Südwesten des Stocks in verschiedener Entfernung — 385, 600, 900 und 1250 m — gefüttert werden. Durch die Anlage mehrerer Futterplätze, an denen gleichzeitig Zuckerwasser geboten wurde, war auch eine eventuell unbewußte Beeinflussung der Meßergebnisse nahezu unmöglich: Infolge der natürlichen Streuung überlappten sich die Tanzspektren der verschiedenen Zielpunkte, so daß der Beobachter am Stock im allgemeinen nicht feststellen konnte, ob ein bestimmter Tanz gegenüber der Norm beschleunigt war und von einer Fernsammlerin stammte, oder aber unter frequenzsenkenden (individuellen oder meteorologischen) Einflüssen zum nahen Futterplatz weisen sollte. Nur durch streng objektive Messung und Auswahl der Tänzerinnen konnten Gesetzmäßigkeiten ermittelt werden, die für alle Entfernungen in gleicher Weise gültig sind. Dem Prinzip der *Simultanfütterung* waren von zwei Seiten her Grenzen gesetzt. In der Hauptbeflugszeit können mit nur einem Helfer höchstens 3 Plätze überwacht werden. Außerdem sinkt die Tanzfreudigkeit aller Gruppen, vor allem aber der Fernsammler, wenn zusätzlich von einer anderen Stelle Zuckerwasser eingetragen wird.

Wenn die Dressur zur vorgesehenen Entfernung gelungen war, fütterte ich dort bei verschiedensten Wetterverhältnissen, mindestens aber einige Monate lang, und verfolgte die auftretenden Werbetänze im Stock. Ich beobachtete nach Möglichkeit ganztägig bis zum Abflauen des Flugbetriebs; die letzten Tänze im Hochsommer waren oft nur noch mit Hilfe einer Taschenlampe zu erkennen. Bei Simultanfütterung wurde stets der am weitesten entfernte Futterplatz zuerst aufgestellt. So konnte ich verhindern, daß die bei warmem Wetter schon vor Fütterungsbeginn längs des ganzen Endabschnitts ihres Flugwegs suchenden Fernsammlerinnen auf das nähergelegene Tischchen überwechselten oder sich sogar für eine nicht benachbarte Futterstelle anwerben ließen. Das Verfliegen einer am nahen Futterplatz gezeichneten Biene war dagegen sehr selten. — Das Zuckerwasser wurde in Glasgefäßen geboten, die nach BAUMGÄRTNER (1928) mit der Öffnung nach unten auf eine Glasplatte aufgesetzt waren. Durch zwischengelegte Strohhalme blieb ein Spalt zum Saugen frei. Ich verwendete stets zweimolare Rohrzuckerlösung ohne Honigzusatz. Auch Duftbeigaben, die nach KASCHER (1957) die Tanzlust verändern können, wurden nur zur Dressur benützt. Die genannte *Konzentration* wurde für alle Versuche beibehalten, da bisher ungeklärt ist, ob der Zuckergehalt sich außer in der Lebhaftigkeit nicht auch im Rhythmus der Tänze äußert (vgl. S. 9). Die hohe Konzentration ließ eine genauere Untersuchung der Tanzlebhaftigkeit gleichzeitig mit der Frequenz leider nicht zu (vgl. LINDAUER 1948). Sie war gewählt worden, um auch im Frühjahr bei reicher natürlicher Tracht noch „konkurrenzfähig“ zu sein und meßbare Tänze auszulösen. Im Herbst allerdings war mit großem Neulingsandrang zu rechnen.

Alle Bienen, die ich im Stock beobachtete, waren am Futterplatz individuell *gekennzeichnet* (vgl. v. FRISCH 1922). Um jedoch den raschen Abfall des Rhythmus während der ersten Flugstunden einer Sammlerin (SCHWEIGER 1958) zu eliminieren, nahm ich ihre Tänze frühestens am übernächsten Tag nach der Neuzeichnung ins Protokoll auf. Dem weiteren altersbedingten Absinken des Tanztempos wurde dadurch Rechnung getragen, daß in regelmäßigem Abstand von 2 Tagen Neulinge markiert und dafür ältere Bienen aus der Beobachtungsgruppe ausgeschieden wurden. So war das Flugalter der Tänzerinnen wenigstens im Durchschnitt bei allen Versuchen gleich.

Um auch die übrigen interindividuellen Unterschiede im Endergebnis auszuschalten, versuchte ich stets, einen breiten, repräsentativen Querschnitt durch das Tanzgeschehen zu gewinnen und jeden Zeitraum möglichst dicht mit Meßwerten verschiedener Bienen zu belegen. Hierbei wurden absichtlich nicht nur „gute“ Tänze erfaßt, sondern auch weniger lebhaftere, da diese ja ebenfalls eine gewisse Werbekraft besitzen. Außerdem wählte ich 3—4 besonders häufig und regelmäßig tanzende Arbeiterinnen, sog. „*Hauptbienen*“, aus und bestimmte deren Entfernungsangaben während der ganzen Sammeltätigkeit, also möglichst nach jeder Rückkehr in den Stock. Die so gewonnenen Messungen wurden einzeln ausgewertet und ergaben — auch wenn sie nicht mit dem jeweiligen Gesamttagesschnitt übereinstimmten — ein aufschlußreiches Bild von der natürlichen Streuung und dem zeitlichen Gang der Tanzfrequenz.

Die *Messung der Entfernungsangaben* erfolgte in der Weise, daß mittels Stoppuhr die Zeit für 5 Durchläufe einer Tänzerin bestimmt wurde, beginnend beim Einsetzen der Schwänzelpause. Die konstante Anzahl der Wendungen ist wesentlich, da so die persönliche Reaktionszeit des Beobachters als systematischer Fehler eliminiert werden kann. Fünf Umläufe pro Tanz werden auch bei schlechten Flugbedingungen meist noch ohne Unterbrechung ausgeführt. Dauerte eine Werbung länger, so wurde zur Kontrolle ein zweites Mal gemessen. Die Tänze der „*Hauptbienen*“ stoppte ich in der Regel in ihrer ganzen Länge, unterteilt in Ab-

schnitte von je 5 Schwänzelläufen, die einzeln notiert wurden. Mit Hilfe von zwei abwechselnd benutzten Uhren war dies bei einiger Übung ohne weiteres möglich. Bei besonders anhaltender Alarmierung konnte ich gelegentlich bis zu 20 Werte vom selben Tanz bestimmen.

Die *Wetterfaktoren* wurden durch Registrierung, Messung und Beobachtung, zumeist am Versuchsort selbst, erfaßt¹. Die Beobachtung durch Augenschein war zum größten Teil dem Helfer am Futterplatz übertragen, damit die Tanzmessungen möglichst unbeeinflusst durchgeführt werden konnten.

Der zeitliche Gang der *Globalstrahlung* (d.h. direkte Sonnenstrahlung + Himmelsstrahlung) wurde mittels eines Bimetallpyranometers nach ROBITZSCH auf Schreibstreifen festgehalten. Durch einen eingebauten Vibrator waren die Aufzeichnungen weitgehend trägheitsfrei. Eine Trommel mit 1-Tages-Umlauf ermöglichte eine genaue Auswertung auch kurzfristiger Intensitätsschwankungen. Der „Aktinograph“ erfaßt auf horizontaler Fläche den größten Teil der einfallenden Sonnenenergie, nämlich den kurzwelligen Bereich bis etwa zu einer Wellenlänge von $2,5\mu$ (KLEINSCHMIDT 1935, BÜTTNER 1938, GEIGER 1961).

Die *Außentemperatur* als ein kleinräumig stärker variierender Faktor wurde an zwei Stellen registriert. Den Korrelationsberechnungen legte ich dann Mittelwerte beider Temperaturkurven zugrunde. Die Thermographen waren stets strahlungsgeschützt aufgestellt, bei den Parkvolkversuchen in der Nähe des Stocks sowie in 500 m Entfernung. Mit Hilfe eines Aspirationspsychrometers nach ASSMANN konnte ich die Genauigkeit der Aufzeichnungen täglich mehrfach überprüfen. Um die Auswertung zu erleichtern, wurden dabei Zeitmarken auf den Schreibstreifen angebracht. Außerdem war es möglich, den Temperaturverlauf längs der ganzen Flugstrecke, also auch bei 1250 m zu bestimmen, und gegebenenfalls für die Fernsammlerinnen entsprechend veränderte Temperaturmittelwerte einzusetzen. — Zur Messung der Stockinnentemperatur und der Futtertemperatur vgl. S. 15 bzw. 75!

Die *relative Luftfeuchte* wurde in ganz analoger Weise wie die Lufttemperatur ermittelt. Auch hier ergänzte ich die Aufzeichnungen der Hygrographen durch psychrometrische Messung an verschiedenen Punkten der von den Bienen durchflogenen Waldschneise.

Art und Grad der *Bewölkung*, sowie Schatten über Flugbahn und Ziel wurden am Futterplatz beobachtet und notiert. Zur Kontrolle konnten die Registrierungen des Aktinographen sowie die Brenns pur eines Sonnenscheinautographen herangezogen werden.

Niederschläge wurden durch Augenschein festgestellt und im Protokoll vermerkt.

Zur nachträglichen Bestimmung der *Luftdruckverhältnisse* standen mir die Kurven des Deutschen Wetterdienstes zur Verfügung. Die daraus entnommenen Daten stimmten sehr gut mit den Angaben eines Aneroidbarometers überein, die ich jeweils vor und nach den Versuchen abgelesen hatte.

Der *Wind* als vektorielle Größe erfordert die Messung zweier Elemente: der Richtung und der Geschwindigkeit. Beide wechseln zeitlich und räumlich sehr stark (Wirbelbildung, Böigkeit). Es ist daher im Einzelfall nicht möglich, mit Sicherheit anzugeben, welche Bedingungen eine Biene beim Hinflug antraf. Die beste Methode schien mir, den Windweg mit Hilfe eines Schalenkreuzanemometers laufend zu summieren und daraus eine durchschnittliche Geschwindigkeit für den

¹ Herrn Dipl.-Met. DECHANT vom Wetteramt München, Herrn Priv.-Doz. Dr. HOFMANN vom Meteorologischen Institut und Herrn Dr. RICHTER vom Instrumentenamt Süd des Deutschen Wetterdienstes danke ich für die freundliche Beratung, für leihweise Überlassung von Meßinstrumenten sowie für die Erlaubnis zur Einsicht in die Registrierungen.

Zeitraum zwischen zwei Ablesungen (5, 10 oder 20 min je nach Windverhältnissen) zu errechnen. Spitzenböen können nach RODEWALD (1959) etwa 40 % höher angesetzt werden. Das Gerät war am Rand der Flugbahn 2 m über dem Boden angebracht. — Die Windrichtung ließ sich durch einen über einer Windrose aufgehängten Faden, durch leichte Flugfrüchte bzw. Federn und nach niedrig ziehenden Wolken mit hinreichender Genauigkeit feststellen. Differierende Richtungen wurden bei der Auswertung gemittelt, falls sie zeitlich nur wenig auseinanderlagen (vgl. v. HANN und SÜRING 1939, KLEINSCHMIDT 1935).

Komplexe Vorgänge wie Föhn oder Gewitter wurden nach Augenschein protokolliert und die Aufzeichnungen später anhand der amtlichen Wettermeldungen ergänzt. Frontdurchgänge und Wetterphasen entnahm ich mit Erlaubnis den Berichten des Wetteramts München.

III. Statistische Auswertung

Die Messungen, die sich über 3 Bienenjahre erstreckten, lieferten eine zunächst verwirrende Fülle von Daten, sowohl auf meteorologischer als auch auf biologischer Seite. Anschließend an die praktische Durchführung der Versuche mußte daher das Material gesichtet und ausgewertet werden. Aus zeitlichen Gründen und um eine objektive Gewinnung der Tanzwerte zu gewährleisten, nahm ich die langwierige statistische Bearbeitung in den Wintermonaten vor¹.

Insgesamt wurden 62197 Tanzmessungen und die zugehörigen Wetterdaten ausgewertet (Tabelle 1).

Tabelle 1. *Übersicht über die Zahl der bearbeiteten Tänze und Messungen*

Versuchs- jahr	Stadtvolk			Parkvolk		
	Beob- achtungs- tage	Tänze	Mes- sungen	Beob- achtungs- tage	Tänze	Mes- sungen
1956	23	1955	4382	—	—	—
1957	58	9291	17817	3	216	347
1958	31	4621	13194	65	14247	26457

Zusammen 180 Beobachtungstage, 30330 Tänze, 62197 Messungen.

Zunächst wurden die einzelnen Messungen desselben Tanzes zu einem Durchschnittswert zusammengefaßt. Dies ist insofern gerechtfertigt, als sich erstens die ganze Meldung der Tänzerin auf denselben Flug und dessen Bedingungen bezieht, und zweitens auch die Nachläuferinnen die Angaben über mehrere Schwänzelläufe mitteln, ehe sie zum Sammelflug starten (v. FRISCH und JANDER 1957). Um die Ergebnisse besser mit denen früherer Untersuchungen vergleichen zu können, wurde die Umrechnung der Umlaufzeit in den Tanzrhythmus (Tanztempo, -geschwindigkeit, -frequenz, Wendungsrhythmik) beibehalten, obwohl dieser Arbeitsgang zusammen mit den Kontrollen bei großem Material erhebliche Zeit erfordert. Ist τ [sec] die Dauer von 5 Durchläufen, so ergibt sich der Tanzrhythmus f als $75/\tau$ [Schwl./15 sec].

¹ Dabei stand mir seit Februar 1958 eine elektrische Rechenmaschine zur Verfügung (Modell Facit CA 1—13).

Die weitere Auswertung konnte auf 2 Wegen erfolgen. Beide wurden in vorliegender Arbeit beschritten.

Erstens lassen sich die Tänze *synthetischen Wetterbegriffen* (Summenmaßen) wie „Wetterphasen“ oder „Luftmassen“ zuordnen. An deren Stelle kann allerdings auch der Tagesdurchschnitt eines Einzelelements, z. B. des Luftdrucks oder der Temperatur, sozusagen als „Indikator“ für die Gesamtwetterlage herangezogen werden. Innerhalb derselben Wetterlage können die meteorologischen Faktoren beträchtlich schwanken. — Bei der Anwendung dieser Methode war es vorteilhaft, zunächst die Summen, Durchschnitte und Streuungen der Tänze für die einzelnen Versuchstage zu berechnen, und anschließend Tage mit gleicher „Luftmasse“ bzw. „Wetterphase“ zusammenzufassen.

Die zweite Möglichkeit ist die *Feinanalyse* des Beobachtungsmaterials. Eine Entflechtung des Wirkungsgefüges und Einblicke in die Kausalität der meteorotropen Beeinflussung sind hier eher zu erwarten. Das Verfahren erfordert eine minuziöse Unterteilung der Tänze in Klassen, in denen alle wesentlichen Einzel-faktoren konstant sind bzw. nur in engen Grenzen variieren. Bei der Aufgliederung ist ein Kompromiß zu schließen zwischen kurzen Zeitabschnitten einerseits, mit nahezu konstanten Bedingungen (aber mit relativ wenigen Messungen und daher erheblicher Unsicherheit, wie sie kleinen Stichproben stets anhaftet), und andererseits längeren Zeiträumen mit stärkeren Schwankungen der meteorologischen Elemente (aber infolge der mehrfachen Zahl von Werten auch mit größerer Zuverlässigkeit der Aussage als im ersten Fall). Als Klassenbreite wählte ich im allgemeinen für die Strahlung $0,1 \text{ cal/cm}^2 \cdot \text{min}$, für die Temperatur 1°C , für die relative Feuchte 5% (1958: 10%), für die Windrichtung 45° , die Windgeschwindigkeit $0,25 \text{ m/sec}$, und schließlich für den Luftdruck 1 Torr. (Die Zeitskala für die Zuordnung der Wetterfaktoren wurde je nach Entfernung des Futterplatzes um 5 bis 10 Minuten verschoben, so daß die Einflüsse während des Hinflugs bei den betreffenden Tänzen standen.) Innerhalb jeder Klasse wurden die üblichen statistischen Daten bestimmt (n , Σf , $\bar{f}$, Σf^2 , s_f , s_f^2). Zur Berechnung verwendete ich alle gemessenen Werte, also auch solche, die aus unerklärlichen Gründen stark von der Norm abwichen. Die Ergebnisse wurden auf Karteikarten verschiedener Größe und Farbe übertragen, auf deren Rückseite die meteorologischen Daten angegeben waren. Auf diese Weise war es möglich, in kurzer Zeit aus den zahlreichen Tänzen jene herauszufinden, die die Sammlerinnen nach einem Flug unter ganz bestimmten Bedingungen ausgeführt hatten. Zuletzt faßte ich alle Beobachtungsabschnitte eines Jahres, die die gleiche Faktorenkombination aufwiesen, zu einer einheitlichen Angabe zusammen. Diese Werte ließen sich so zu Reihen oder Tabellen anordnen, daß in einer Richtung jeweils nur das Vergleichselement variierte, die anderen Faktoren aber konstant waren.

Aufgabe der Statistik war es, im Anschluß an beide beschriebenen Auswertungsverfahren nachzuprüfen, ob die eventuell beobachteten Differenzen nur zufallsbedingt sind, oder ob es sich dabei um echte Unterschiede im Material handelt. Weiterhin war auch rechnerisch der Nachweis zu führen, daß die Schwankungen im Tanzrhythmus mit Änderungen der Außenfaktoren in Beziehung stehen, und es war festzustellen, welcher Art dieser Zusammenhang ist. Zu diesem Zweck wandte ich verschiedene *Testmethoden* an, die teils unverändert übernommen werden konnten (FISHER 1925; KOLLER 1953, 1955, 1956; LINDER 1951; LISON 1958; MATHER 1955; SNEDECOR und COCHRAN 1957; WEBER 1957), teils für meine Problemstellung erst modifiziert werden mußten.

Zum Vergleich zweier Meßreihen, auch ungleichen Umfangs, dient der *t-Test*, den ich nach Angaben von PÄTAU (1943) durchführte. Voraussetzung für seine Anwendbarkeit ist, daß die Unterschiede der Mittelwerte nur durch einen Faktor hervorgerufen sind, alle anderen Wetterelemente jedoch in gleicher Weise bei sämtlichen Messungen beider Gruppierungen zur Wirkung kamen. Dies war bei der oben geschilderten, relativ schmalen Klasseneinteilung nur selten für eine hinreichende Anzahl von Werten der Fall. — Häufiger konnte ich dagegen von einer Variante des *t-Tests* Gebrauch machen. Diese ermöglicht die Beurteilung der Differenz zweier Mittelwerte, wenn während beider Versuche wechselnde Bedingungen herrschten, aber die Messungen der ersten und zweiten Reihe einander hinsichtlich der Außenfaktoren paarweise zugeordnet werden können. — Die Signifikanzprüfung mittels „*paarweisen Vergleichs*“ läßt sich auch dann noch durchführen (allerdings mit größerem Rechenaufwand), wenn es sich innerhalb jeder Reihe nicht um Einzelmessungen handelt, sondern bereits um Durchschnitte aus einer eventuell unterschiedlichen Zahl von Werten (vgl. YATES 1953). Hierbei ist ein gewogenes Mittel der Differenzen zu bestimmen und die Summe der reziproken Klassenumfänge als deren jeweiliges Gewicht einzusetzen.

Die allgemeinere Aufgabe, nicht nur zwei, sondern mehrere Versuchsserien miteinander zu vergleichen, kann zwar durch systematische, mehrfache Anwendung des *t-Tests* gelöst werden, doch läßt sich zeigen, daß dieser dabei an Schärfe verliert, da die Mittelwerte nicht zufällig herausgegriffen werden (WEBER 1957). Daher führte ich in solchem Fall eine Varianzanalyse nach R. A. FISHER durch und prüfte anschließend durch *F-Test* auf Homogenität des Materials. So konnte summarisch entschieden werden, ob bei verschiedener Wetterkonstellation zwischen den Durchschnitten der Tanzfrequenz reelle Unterschiede bestehen, die über die Schwankungen innerhalb der einzelnen Klassen hinausgehen. Traf dies zu, so wurde weiter untersucht, zwischen welchen Mittelwerten signifikante Differenzen vorhanden sind. Hierzu diente ein von DUNCAN angegebenes Verfahren (*new multiple range test*) oder aber der *t-Test*, bei mehrfacher Varianzanalyse unter Heranziehung gewogener Differenzen.

Falls ein zu prüfendes Beobachtungsmaterial so beschaffen ist, daß Unterschiede im wesentlichen auf Änderungen nur eines Faktors zurückgehen (Gruppierung nach einem Merkmal), läßt sich der Sachverhalt ohne großen Rechenaufwand mittels *einfacher Streuungszerlegung* klären. Der Klassenumfang, d.h. die Zahl der Wiederholungsmessungen für jede Wetterkonstellation darf dabei verschieden sein. Um ein Kollektiv zu bilden, das den genannten Anforderungen entsprach, mußten Störfaktoren, die die Gruppierung durchkreuzten, von vornherein ausgeschaltet werden. Dies geschah dadurch, daß unter den Tänzen eine Auslese nach den jeweils zugrunde liegenden meteorologischen Bedingungen getroffen wurde. Hierbei gingen allerdings viele Freiheitsgrade für den Test verloren. Das Verfahren war daher nur bei solchen Wetterelementen erfolversprechend, deren Einfluß eindeutig genug war, um auch mit relativ wenigen Messungen die Zufallsgrenze zu überschreiten. — Die Durchführung der Berechnungen hing also von der Größe des untersuchten Effekts ab. War die biotrope Wirkung eines Faktors weniger klar, bzw. auch anhand einer graphischen Darstellung überhaupt nicht zu erkennen, so mußte auf ein umfangreicheres Zahlenmaterial zurückgegriffen werden, das dann hinsichtlich der Wettersituation viel heterogener war. Unterschiede im Tanzrhythmus konnten auf der Änderung mehrerer, mindestens aber zweier Elemente beruhen und waren nur durch *mehrfache Streuungszerlegung* zu erfassen. Voraussetzung für eine vollständige Varianzanalyse bei mehrfacher Gruppierung ist ein Orthogonalsystem, das jedoch in meinem Fall nicht gegeben war: die Daten waren auf die einzelnen Unterklassen äußerst ungleichmäßig verteilt, und zahlreiche

Felder des Kombinationsschemas blieben stets unbesetzt (vgl. S. 12). Diese Schwierigkeit suchte ich auf verschiedenen Wegen zu umgehen:

1. Eine vollständige Zerlegung nach dem Grundschemata läßt sich durchführen, wenn ohne Rücksicht auf den wechselnden Umfang der Messungen für jede Unterklasse der Durchschnitt der Tanzfrequenz als wahrscheinlichster Wert in Rechnung gesetzt wird. Fehlende Daten sind nach statistischen Methoden zu schätzen; Randzeilen mit mehreren Lücken werden ausgeschieden. Bei diesem Verfahren ist allerdings ein erheblicher Verlust an Freiheitsgraden in Kauf zu nehmen, der den Nachweis eines Wettereinflusses erschwert.

2. Dies ist in gewissem Grad auch bei der zweiten Methode der Fall, die darin besteht, daß die Zahl der Tänze in den einzelnen Tabellenfeldern anhand von Zufallstabellen auf ein gemeinsames Niveau reduziert wird. Die verbleibenden Tanzwerte sind orthogonal angeordnet und lassen sich in der üblichen Weise bearbeiten.

3. Nach Angaben von YATES (1953) ist eine Beurteilung von Versuchsdaten in doppelter Gruppierung trotz wechselnder Besetzung der Unterklassen auch in der Weise möglich, daß die Restvarianz als Bezugsgröße beim F -Test ihre volle Zahl von Freiheitsgraden behält. Hierzu sind zwei unvollständige, zueinander komplementäre Streuungszerlegungen vorzunehmen. Die Homogenitätsprüfung bezieht sich streng genommen beidemale nur auf die Schwankungen des Tanzrhythmus innerhalb der Unterteilung nach dem „Störfaktor“; sie erstreckt sich also nicht auf die Gesamtklassifizierung nach dem „Prüfelement“. Die Rollen der Prüfgröße bzw. Störgröße sind bei der zweiten Analyse sinngemäß zu vertauschen. Die erforderlichen Berechnungen führe ich in allgemeinen Zahlen an. Tabelle 2 gibt zunächst eine Übersicht über die Indizierung.

Tabelle 2. Schema der Indizierung

		Faktor A		
		$\bar{f}_{11} \quad \bar{f}_{i1} \quad \bar{f}_{j1}$		
Faktor B		$\cdot \quad \cdot \quad \cdot$	$\bar{f}_{\cdot k} = \frac{1}{N_k} \sum_{ir} f_{ikr} \quad \varphi_{\cdot k} = \frac{1}{j} \sum_i \bar{f}_{ik}$	$\text{wobei } N_k = \sum_i n_{ik}$
		$\bar{f}_{1k} \quad \bar{f}_{ik} \quad \bar{f}_{jk}$		
		$\cdot \quad \cdot \quad \cdot$		
		$\bar{f}_{1l} \quad \bar{f}_{il} \quad \bar{f}_{jl}$		

$$\bar{f}_{i\cdot} = \frac{1}{N_i} \sum_{kr} f_{ikr}$$

$$\text{wobei } N_i = \sum_k n_{ik}$$

$$\varphi_{i\cdot} = \frac{1}{l} \sum_k \bar{f}_{ik}$$

$\bar{f}_{ik}$ sei der Mittelwert aus n_{ik} Tänzen im Tabellenfeld „ ik “ $\left(\bar{f}_{ik} = \frac{1}{n_{ik}} \sum_r f_{ikr} \right)$.

$\bar{f}_{\cdot k}$ sei der Mittelwert der Tänze in Zeile k , $\varphi_{\cdot k}$ der Durchschnitt der Mittelwerte in den Feldern der Zeile k . Entsprechendes gilt für die Größen $\bar{f}_{i\cdot}$ und $\varphi_{i\cdot}$ in der Spalte i .

$\bar{f}$ ist das Gesamtmittel aller Tänze $\left(\bar{f} = \frac{1}{N} \sum_{ikr} f_{ikr}, \text{ wobei } N = \sum_{ik} n_{ik} \right)$. φ ist der

Tabelle 3. Varianzanalyse bei nicht orthogonalem Material (Methode 3)

Bezeichnung	Symbol	SAQ	g
Insgesamt	$f_{ikr}/\bar{f}$	$\sum_{ikr} f_{ikr}^2 - \bar{f} \cdot \sum_{ikr} f_{ikr}$	$N-1$
1. Innerhalb der Unterklassen (Zufall)	$f_{ikr}/\bar{f}_{ik}$	$\sum_{ikr} f_{ikr}^2 - \sum_{ik} (\bar{f}_{ik} \cdot \sum_r f_{ikr})$	$N-B$
2. Zwischen den Unterklassen	$\bar{f}_{ik}/\bar{f}$	$\sum_{ik} (\bar{f}_{ik} \cdot \sum_r f_{ikr}) - \bar{f} \cdot \sum_{ikr} f_{ikr}$	$B-1$
a) Zwischen der Gruppierung nach A (zwischen den Spalten)	$\bar{f}_i/\bar{f}$	$\sum_i (\bar{f}_i \cdot \sum_{kr} f_{ikr}) - \bar{f} \cdot \sum_{ikr} f_{ikr}$	$j-1$
a') Innerhalb der Spalten	$f_{ikr}/\bar{f}_i$	$\sum_{ikr} f_{ikr}^2 - \sum_i (\bar{f}_i \cdot \sum_{kr} f_{ikr})$	$N-j$
α) Innerhalb A zwischen B	$\bar{f}_{ik}/\bar{f}_i$	$\sum_{ik} (\bar{f}_{ik} \cdot \sum_r f_{ikr}) - \sum_i (\bar{f}_i \cdot \sum_{kr} f_{ikr})$	$B-j$
α') Innerhalb A innerhalb B	$f_{ikr}/\bar{f}_{ik}$	siehe 1	
b) Zwischen der Gruppierung nach B (zwischen den Zeilen)	$\bar{f}_{\cdot k}/\bar{f}$	$\sum_k \left(\frac{1}{N_k} \left[\sum_{ir} f_{ikr} \right]^2 \right) - \frac{1}{N} \left(\sum_{ikr} f_{ikr} \right)^2$	$l-1$
b') Innerhalb der Zeilen	$f_{ikr}/\bar{f}_{\cdot k}$	$\sum_{ikr} f_{ikr}^2 - \sum_k \left(\frac{1}{N_k} \left[\sum_{ir} f_{ikr} \right]^2 \right)$	$N-l$
β) Innerhalb B zwischen A	$\bar{f}_{ik}/\bar{f}_{\cdot k}$	$\sum_{ik} \left(\frac{1}{n_{ik}} \left[\sum_r f_{ikr} \right]^2 \right) - \sum_k \left(\frac{1}{N_k} \left[\sum_{ir} f_{ikr} \right]^2 \right)$	$B-l$
β') Innerhalb B innerhalb A	$f_{ikr}/\bar{f}_{ik}$	siehe 1	

Durchschnitt aller Mittelwerte der Tabellenfelder $\left(\bar{f} = \frac{1}{B} \sum_{ik} \bar{f}_{ik} \right)$, worin B die Zahl

der besetzten Felder, also maximal $j \cdot l$ bedeutet). — Für die Varianzanalysen ergibt sich obiges Schema, in dem SAQ für die Summe der Abweichungsquadrate, g für die Zahl der Freiheitsgrade steht (Tabelle 3). Die Varianzen ergeben sich jeweils als $s^2 = \frac{SAQ}{g}$. Bezugsgröße für die Homogenitätsprüfung ist die Streuung innerhalb der Unterklassen. Während bei Anwendung des F -Tests auf die Varianz in Zeile a das Ergebnis infolge der ungleichmäßigen Verteilung der Werte verzerrt wird, kommt der Einfluß des Faktors A unabhängig von B in der Varianz der Zeile β zum Ausdruck.

4. Eine weitere Möglichkeit der Auswertung ist die vollständige doppelte Streuungszerlegung mittels der „Methode gewogener Durchschnittsquadrate“, wie sie YATES (1934) für ein in 2 bzw. l Klassen unterteiltes Kollektiv durchführte. Die Wirkung der Faktoren A und B wird hier mit einer Zerlegung gleichwertig erfaßt. Die Analyse eines nicht orthogonalen Materials ist auch auf diesem Weg „inherently more complicated“ (YATES) als die Überprüfung einheitlich verteilter Versuchsdaten. Besonders die genaue Festsetzung der Einzelvarianzen erfordert

bei Vorliegen mehrerer Klassen (*j*·*l*-Tafel) sehr umfangreiche Berechnungen. Meist genügten jedoch Näherungswerte, die etwas einfacher zu bestimmen sind. Unter Verwendung der oben angegebenen Indizes läßt sich dann folgendes Schema für die Zerlegung aufstellen (Tabelle 4).

Tabelle 4
Varianzanalyse nach der Methode gewogener Durchschnittsquadrate (Methode 4)

Bezeichnung	Symbol	SAQ	g
Insgesamt	$f_{ikr}/\bar{f}$	$\sum_{ikr} f_{ikr}^2 - \frac{1}{N} \left(\sum_{ikr} f_{ikr} \right)^2$	<i>N</i> —1
1. Innerhalb der Unterklassen	$f_{ikr}/\bar{f}_{ik}$	$\sum_{ikr} f_{ikr}^2 - \sum_{ik} \left(\frac{1}{n_{ik}} \left[\sum_r f_{ikr} \right]^2 \right)$	<i>N</i> — <i>j</i> · <i>l</i>
2. Zwischen den Unterklassen	$\bar{f}_{ik}/\bar{f}$	$\sum_{ik} \left(\frac{1}{n_{ik}} \left[\sum_r f_{ikr} \right]^2 \right) - \frac{1}{N} \left(\sum_{ikr} f_{ikr} \right)^2$	<i>j</i> · <i>l</i> —1
Näherungswerte:			
a) Zwischen der Gruppierung nach <i>A</i> (Spalten)	$(\varphi_{i\cdot}/\bar{\varphi}_i)$	$\frac{1}{l^2} \sum_i \left(w_i \left[\sum_k \bar{f}_{ik} - \frac{1}{\sum_i w_i} \sum_i \left(w_i \cdot \sum_k \bar{f}_{ik} \right) \right]^2 \right)$	<i>j</i> —1
b) Zwischen der Gruppierung nach <i>B</i> (Zeilen)	$(\varphi_{\cdot k}/\bar{\varphi}_k)$	$\sum_k \left(w_k \left[\varphi_{\cdot k} - \frac{1}{\sum_k w_k} \sum_k (w_k \cdot \varphi_{\cdot k}) \right]^2 \right)$	<i>l</i> —1
c) Wechselwirkungen	—	Rest [Zeile 2 — (a + b)]	(<i>l</i> —1) · (<i>j</i> —1)

Dabei bedeutet *w_i* das Gewicht des Durchschnitts $\varphi_{i\cdot}$ aus den Mittelwerten der *i*-ten Spalte und errechnet sich als

$$w_i = \frac{l^2}{\sum_k \frac{1}{n_{ik}}}$$

Die Schwankungen innerhalb der Unterklassen werden auch hier als zufallsbedingt angesehen und dienen beim Homogenitätstest als Maß für die zu prüfenden Reaktionsunterschiede zwischen den Faktorenkombinationen.

Wurde der Einfluß eines meteorologischen Elements in mehreren Jahren, an mehreren Völkern oder bei verschiedener Flugweite untersucht, so konnten die dabei gewonnenen Einzelbefunde zu einer *Gesamtwertung* verbunden werden (KOLLER 1940). Dies war vor allem dann wesentlich, wenn die beobachteten Phänomene zwar in allen Fällen gleichsinnig, aber im einzelnen wegen des zu geringen Umfangs der Messungen nicht ganz gesichert waren. Die durch *t*- oder *F*-Test ermittelten Grenzwahrscheinlichkeiten (*P*-Werte) wurden zunächst in χ^2 -Maßzahlen umgerechnet. Diese sind additiv, so daß anhand der Größe des Gesamt- χ^2 eine zusammenfassende Beurteilung des Sachverhalts möglich war. Dabei wurde die Zufallsgrenze häufig noch überschritten, d.h. der Außeneinfluß auf den Tanzrhythmus war unter Zugrundelegung aller vorhandenen Beobachtungswerte deutlich gesichert.

Schließlich konnten auch mit Hilfe der *Korrelationsrechnung* wertvolle Informationen gewonnen werden. Die durchzuführenden Berechnungen sind in allen einschlägigen Lehrbüchern beschrieben, so daß sich eine Darstellung an dieser Stelle erübrigt. Der Korrelationskoeffizient r gibt Auskunft darüber, ob ein Zusammenhang zwischen zwei Größen besteht und wie straff diese Beziehung ist. Die Art der Korrelation, und damit auch die Lage der Beziehungsgeraden im Koordinatensystem, kommt durch das Vorzeichen von r zum Ausdruck: positive Werte bedeuten gleichsinnige Änderung in beiden Meßreihen, bzw. Anstieg der Geraden in Richtung der Abszisse. Die Größe der Frequenzänderung in Abhängigkeit von dem untersuchten Wetterelement, im graphischen Bild also die Steilheit der Beziehungslinie, wird durch den Regressionskoeffizienten b angegeben. Dieser läßt sich durch einfache Umrechnung aus r und den Streuungsdaten ermitteln. Um verschiedene Korrelationskoeffizienten miteinander vergleichen zu können, wurden anhand der Tafeln von KOLLER die entsprechenden z -Werte abgelesen. Die Beurteilung eventueller Unterschiede erfolgte dann durch t -Test. Störfaktoren wurden durch Berechnung partieller Korrelationskoeffizienten eliminiert.

Es wurde bereits angedeutet, daß auch eine sehr enge Korrelation zwischen einem Wetterelement und der Tanzfrequenz kein endgültiger Beweis für einen Kausalzusammenhang ist, also formaler Art bleibt. Weiterhin ist zu berücksichtigen, daß alle hier geschilderten Ergebnisse statistische Aussagen sind, die zusammen mit den zugehörigen Streuungsangaben betrachtet werden müssen und das Verhalten einer Einzelbiene nur im Rahmen eines Schwankungsbereichs beschreiben. Wo die Grenzen dieses Vertrauensintervalls anzusetzen sind, hängt von den Sicherheitsforderungen ab, die an das Resultat gestellt werden. Für eine statistische Sicherheit von 99% liegen die Grenzen bei 2,58 σ unter bzw. oberhalb des Mittelwerts ($n \rightarrow \infty$). Um Unklarheiten zu vermeiden, wurde der Wert der Überschreitungswahrscheinlichkeit P (entnommen aus den Tabellen von KOLLER, MATHER, SNEDECOR und WEBER sowie aus den graphischen Tafeln von PÄTAU) bei allen Signifikanzprüfungen mit angegeben.

D. Ergebnisse

I. Das Wetter als Summengröße in Beziehung zum Tanzrhythmus

Das Wetter ist eine komplexe Wechselwirkung vieler Elemente. Bereits seit langer Zeit versucht man daher, nicht nur einzelne Faktoren, sondern das Wetter als Ganzes zu erfassen. Dies geschieht auch schon durch die jedem geläufigen Formulierungen wie „Schönwetter“, oder „Hoch-“ und „Tiefdrucklage“. In der Meteorologie wurden Einteilungen nach Luftpörpern (LINKE) bzw. nach Luftmassen (SCHINZE) entwickelt. Diese Begriffe kennzeichnen die über dem Beobachtungsort liegende Luftschicht mit all ihren Eigenschaften, wie Strahlungsdurchlässigkeit, Temperatur, Feuchtigkeit usw. Verschiedene Luftmassen sind häufig durch *Fronten* deutlich voneinander abgegrenzt. Da die Wirkung des Wetters auf biologische Abläufe meist von mehreren Faktoren ausgeht,

bei einem Frontdurchgang sich aber fast alle Eigenschaften der Biosphäre ändern, sind unter diesen Umständen besonders deutliche Verhaltensunterschiede zu erwarten. Bei der Durchsicht der Versuchsprotokolle zeigte sich jedoch, daß die mit einem Luftmassenwechsel sehr häufig verbundenen atmosphärischen Vorgänge (Temperatursturz, Böen, Schauer) die Flugbedingungen so tiefgreifend beeinträchtigten, daß die Sammeltätigkeit wenigstens vorübergehend ganz eingestellt wurde. Zu einer Beeinflussung der Tänze konnte es daher gar nicht kommen. Nach Abklingen der Störung entsprach der Tanzrhythmus den nun herrschenden Temperaturwerten und dem Stand der übrigen Wetterfaktoren. Nur in seltenen Fällen war eine während der Beobachtungszeit durchziehende Front schwächer ausgeprägt und es konnten fortlaufend Tänze gemessen werden. Auch hier stellte ich fest, daß sich die Wirkung der Front auf die Entfernungsweisung zwanglos durch die Änderung der beiden wesentlichen Einzelelemente, Temperatur und Wind, erklären läßt (vgl. daher die Darstellung auf S. 53 ff.). Der Sachverhalt ist offenbar einfacher als im Bereich der Medizin-Meteorologie, wo die spezifische Wirkung der Luftmassengrenzen bisher nicht eindeutig auf einzelne Faktoren zurückgeführt werden kann.

Gerade von seiten der Medizin wurden daher Summenmaße gefordert, die das Wettermilieu in einem bestimmten Zeitraum umfassend charakterisieren und somit die Auswertung wetterbedingter Erscheinungen ermöglichen, als deren Ursache kein biotroper Einzelfaktor aufzufinden war. Besonders bewährt hat sich hier eine Einteilung in „*Wetterphasen*“ (UNGEHEUER 1955), welche auf der wechselnden Bedeutung eigen- und fremdbürtiger Einflüsse im biosphärischen Geschehen beruht. Auf Vorgänge bei Wirbellosen wurde diese Klassifizierung bisher noch nicht angewandt, doch schien sie für meine Zwecke sehr geeignet, da bei der Festlegung der Wetterphasen, sowie bei deren weiterer Untergliederung das Temperatur-Feuchte-Milieu besondere Berücksichtigung erfährt. Dieser Komplex ist aber für die Lebensäußerungen poikilothermer Tiere von großer Wichtigkeit.

Nach UNGEHEUER sind Tage mit „mittlerem Schönwetter“ Wetterphase 1 zuzuordnen. Wetterphase 2 und 3 bedeuten „gesteigertes“ bzw. „übersteigertes Schönwetter“. „Aufkommender Wetterumschlag“ fällt unter Phase 4, „vollzogener Wetterumschlag“ unter Phase 5, während „beginnende Wetterberuhigung“ durch die Ziffer 6 ausgedrückt wird. Buchstabenindizes (*k*, *n*, *w*, bzw. *t*, *n*, *f*) ermöglichen eine zusätzliche Kennzeichnung des relativen Verhaltens von Lufttemperatur (kalt, normal, warm) bzw. Feuchtigkeit (trocken, normal, feucht) mit Bezug auf die Vortagslage und im Vergleich zu den Normalwerten für den entsprechenden Zeitraum.

Da sich die Wetterphasen auf jeweils einen Tag beziehen, stellte ich sie den Tagesdurchschnitten der Tanzfrequenz gegenüber. Dabei ergab sich folgendes Bild (Tabelle 5):

Tabelle 5. Übersicht über die Tagesdurchschnitte der Tanzfrequenz bei verschiedener Wetterphase

Jahr	Versuchsgelände	Entfernung m	Tanzfrequenz (Zahl der Beobachtungstage) bei Wetterphase						Gesamtdurchschnitt (Gesamtzahl)
			1	2	3	4	5	6	
1957	Stadt	385	5,97 (3)	6,50 (15)	6,74 (5)	6,48 (22)	6,36 (6)	6,40 (6)	6,41 (57)
1958	Forstenr. P.	600	5,56 (14)	5,58 (9)	5,75 (5)	5,57 (12)	5,35 (9)	5,36 (2)	5,53 (51)
1958	Forstenr. P.	900	4,78 (12)	4,79 (6)	4,88 (5)	4,77 (13)	4,77 (8)	4,63 (4)	4,77 (48)
1958	Forstenr. P.	1250	4,31 (13)	4,32 (6)	4,42 (4)	4,31 (11)	4,20 (8)	4,11 (3)	4,28 (45)

Die Varianzanalyse zeigt, auf die verschiedenen Entfernungen einzeln angewandt, eine auffällige Inhomogenität der Tagesmittel des Tanztempos ($P < 0,01$). Diese besteht darin, daß sich die Tänze bei Wetter-

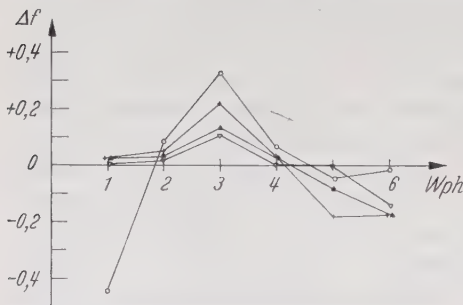


Abb. 6. Abweichung der Frequenzmittelwerte für die einzelnen Wetterphasen vom Gesamtdurchschnitt der entsprechenden Entfernung. Ordinate: Δf = Abweichung vom Tanzdurchschnitt in Schwl./15 sec. + bedeutet: Tänze rascher als Norm. Abszisse: Wph = Wetterphase (1—6, Erklärung s. Text). Dargestellt sind 4 Flugweiten: 385 m —○—, 600 m —+—, 900 m —△—, 1250 m —●—. Versuchsjahre 1957 und 1958

phase 3 durch stark beschleunigten, bei Wetterphase 5 und 6 dagegen durch verlangsamten Rhythmus auszeichnen. Im ersten Fall, also bei übersteigter Schönwetterlage, liegen die Angaben der Bienen bis zu $\frac{1}{3}$ Schwl./15 sec über den Normalwerten (Abb. 6). Wenn auch Reaktionsunterschiede zwischen Nah- und Fernsammlerinnen bzw. Stadt- und Parkgelände vorhanden sind, so ist doch die prinzipielle Übereinstimmung im Verlauf der Kurven unverkennbar. Dies kommt vor allem in dem ausgeprägten Gipfel bei Wetterphase 3 zum Ausdruck.

Der Effekt als solcher ist unabhängig sowohl von der Flugweite als auch von der Dressurrichtung der Bienen.

Vergleicht man mittels t -Test die einzelnen Tanzdurchschnitte untereinander, so ergeben sich die niedrigsten Überschreitungswahrscheinlichkeiten für die Differenzen zwischen Wetterphase 3 und 6: bei 385 m ist $P = 0,01$, bei 600 m 0,06, bei 900 m 0,07, und bei einer Entfernung von 1250 m ist $P = 0,03$. Die Unterschiede sind infolge der immer noch relativ geringen Zahl von Beobachtungstagen nicht hinreichend gesichert. Da es sich jedoch um dieselbe Fragestellung und durch-

weg gleichsinnige Reaktion in den einzelnen Gruppen handelt, kann mit Hilfe der χ^2 -Methode eine Gesamtbewertung der Differenzen vorgenommen werden. Es resultiert ein χ^2 von 27,2 mit 8 Freiheitsgraden, was einem P -Wert von 0,0008 entspricht. Die Entfernungsangaben der Bienen bei Wetterphase 3 und 6 unterscheiden sich insgesamt also hoch signifikant. — Auch die Tänze bei Wetterphase 5 weichen überzufällig vom raschen Tempo bei Phase 3 ab. Wenn alle vorhandenen Informationen zu einer zusammenfassenden Beurteilung herangezogen werden, ist $P=0,002$. — Die Mittelwerte der Frequenz unter den Bedingungen von Wetterphase 1, 2 und 4 unterscheiden sich nicht. Sie liegen auf nahezu gleichem Niveau, welches gegenüber Wetterphase 3 deutlich erniedrigt, gegenüber Wetterphase 6 erhöht ist ($P=0,007$ bzw. 0,01). Bei den übrigen Vergleichsmöglichkeiten (1, 2, 4 sowie 6 gegen 5) konnte ich anhand des vorliegenden Materials keine gesicherten Unterschiede feststellen.

Aus der Gegenüberstellung der Entfernungsangaben mit den jeweils herrschenden Wetterphasen geht also hervor, daß unter bestimmten meteorologischen Bedingungen gesetzmäßige Abweichungen von der Tanznorm zu erwarten sind.

Was ergibt sich nun bei weiterer Unterteilung der Tanzwerte innerhalb der schon vorhandenen Gruppierung? Als Beispiel seien die Daten herausgegriffen, die an Sammlerinnen des Parkvolks nach einem Flug zum Futterplatz 900 m gewonnen wurden (Tabelle 6).

Tabelle 6. Übersicht über die Tagesdurchschnitte der Tanzfrequenz bei verschiedenen, nach der Außentemperatur differenzierten Wetterphasen

Versuchsjahr 1958, Forstenrieder Park, Entfernung der Futterstelle 900 m.

Differenzierung	Tanzfrequenz (Zahl der Beobachtungstage) bei Wetterphase					
	1	2	3	4	5	6
<i>w</i>	4,80 (3)	4,82 (3)	4,99 (2)	4,83 (6)	4,88 (3)	4,88 (1)
<i>n</i>	4,65 (3)	4,78 (2)	4,80 (3)	4,73 (6)	4,66 (2)	4,60 (1)
<i>k</i>	4,83 (6)	4,70 (1)	— (—)	4,67 (1)	4,72 (3)	4,51 (2)

An Tagen mit relativ warmem Milieu läßt sich im Vergleich zu solchen mit normalen Temperaturverhältnissen stets eine gewisse Beschleunigung des Tanztempos erkennen (Gesamt- $P=0,006$); doch

zeigt sich mehrfach ein Frequenzanstieg auch beim Übergang zu den relativ kalten Tagen derselben Wetterphase. Die letztgenannten Unterschiede sind gering und liegen statistisch alle im Zufallsbereich ($P>0,05$), bedürfen also keiner Deutung. Auch bei anderen Entfernungen als 900 m ist das Bild nicht klarer. Ob zwischen „kalten“ und „normalen“ Tagen tatsächlich keine Differenzen vorhanden sind, oder ob diese lediglich wegen noch zu schwacher Besetzung der Tabellenfelder (insgesamt 48 Versuchstage bei 900 m) nicht erfaßt werden, läßt sich nicht entscheiden. Ein endgültiges Urteil wäre erst auf Grund eines etwa sechsmal größeren Beobachtungsmaterials möglich, dieselbe Streuung der Einzelwerte vorausgesetzt.

Der Sachverhalt ist insofern erstaunlich, als aus der mit denselben Messungen durchgeführten Einzelanalyse eine Rückwirkung der Außentemperatur ganz eindeutig hervorgeht, und zwar besonders ausgeprägt im unteren Temperaturbereich (s. S. 55 ff.). Daß die Temperaturverhältnisse doch eine wesentliche Rolle spielen, wenn auch nicht in ihrer relativen Beziehung zum langfristigen Mittel, erhellt weiterhin daraus, daß es möglich ist, die Tagesdurchschnitte der Tanzfrequenz sinnvoll den jeweiligen Mittelwerten der Außentemperatur zuzuordnen. Dies sei im folgenden geschildert.

II. Der Jahresverlauf der Tanzfrequenz

Faßt man die Tagesdurchschnitte nicht nach der Wetterphase zusammen, wie das im vorigen Abschnitt geschah, sondern ordnet sie einzeln in chronologischer Folge, so ergibt das graphische Bild einen *Jahresgang der Frequenz*. Falls nun das Tanztempo von meteorologischen Faktoren mitbestimmt wird, muß sein Jahresgang, wie der der Wetterelemente, eine gewisse Regelmäßigkeit, eine rhythmische Komponente aufweisen. Denn nahezu alle meteorologischen Größen hängen in irgendeiner Weise vom solaren Strahlungsstrom ab. In ihrem zeitlichen Verlauf, der durch die Sonne weitgehend synchronisiert wird, spiegeln sie mehr oder weniger deutlich die Periodizität der Einstrahlung wider.

Was zeigen nun die empirisch gewonnenen Kurven? In Abb. 7 bis 11 wurden die Tagesdurchschnitte der Frequenz über einer Skala der Flugtage aufgetragen. (Aus Witterungsgründen konnten nicht täglich Versuche durchgeführt werden; außerdem nicht gleichzeitig auf verschiedenem Gelände.)

Von einem Jahresrhythmus der Frequenz ist beim ersten Anblick nur wenig zu erkennen. Am ehesten tritt ein solcher noch 1957 hervor,

Tabelle 7. *Tagesdurchschnitte der Tanzfrequenz*
Versuchsjahr 1957, Forstenrieder Park,
Futterplatz 1250 m.

Tag	Frequenz	$\bar{s}$	Zahl der Messungen	Entfernung nach v. FRISCH
6. 7. 57	4,87	0,05	60	840 m
7. 10. 57	3,69	0,02	122	1560 m
8. 10. 57	3,63	0,02	165	1580 m

und zwar in Form eines Anstiegs zu den Sommerwerten, die größtenteils über der Durchschnittslinie liegen, und eines Absinkens der Kurve unter das mittlere Niveau ab 21. September.

Der Abfall ist besonders ausgeprägt bei einigen Versuchen, die ich 1957 mit einer Futterplatzdistanz von 1250 m einschaltete.

Die Werte seien hier tabellarisch wiedergegeben, als Vergleich daneben die Entfernung, die sich nach der „Normalkurve“ (v. FRISCH 1948) für das betreffende Tanztempo ergibt (Tabelle 7).

Weit auffälliger im Bild des Jahresgangs als ein langdauernder Rhythmus sind jedoch die schroffen, unregelmäßigen Zacken, die oft

innerhalb weniger Tage den ganzen Frequenzbereich der betreffenden Entfernung umfassen. (Man vergleiche z. B. die Zeitspanne vom 15. zum 18. Juli 1958 bei 900 m, oder vom 11. bis 15. August 1958, besonders bei 1250 m!) Das war an und für sich nicht anders zu erwarten. Auch im meteorologischen Geschehen ist ja unbehinderte Einstrahlung nicht die Regel, sondern immer wieder wirken advektive Vorgänge modifizierend, störend auf den Witterungsverlauf ein. Wie nun bei einzelnen Wetterfaktoren eine langperiodische Rhythmik erst nach Anwendung statistischer Methoden klar zum Vorschein kommt — nämlich durch Ausgleichsverfahren wie mehrjährige Mittelbildung, gleitende Durchschnitte und eventuell Zusammenfassung zu größeren Klassen — so läßt sich auch aus den Tanzwerten in gleicher Weise ein Jahresrhythmus deutlicher herauschälen, als dies bei graphischer Darstellung der Einzeltage möglich ist.

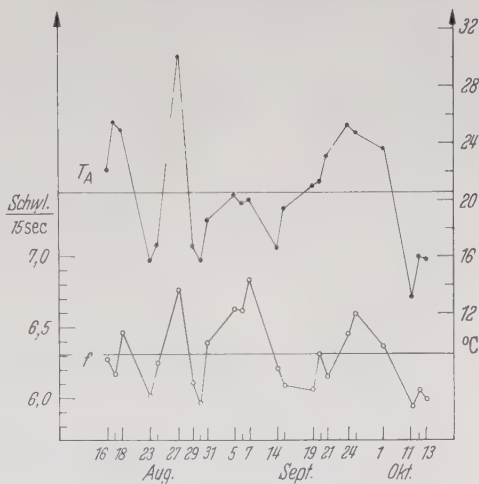


Abb. 7. Jahresgang von Außentemperatur T_A (obere Kurve, rechte Skala) und Tanzfrequenz f (untere Kurve, linke Skala). Dargestellt sind die Ergebnisse bei einer Entfernung Stock — Futterplatz von 385 m im Versuchsjahr 1956. Die waagrechten Geraden geben die Mittelwerte von T_A und f an

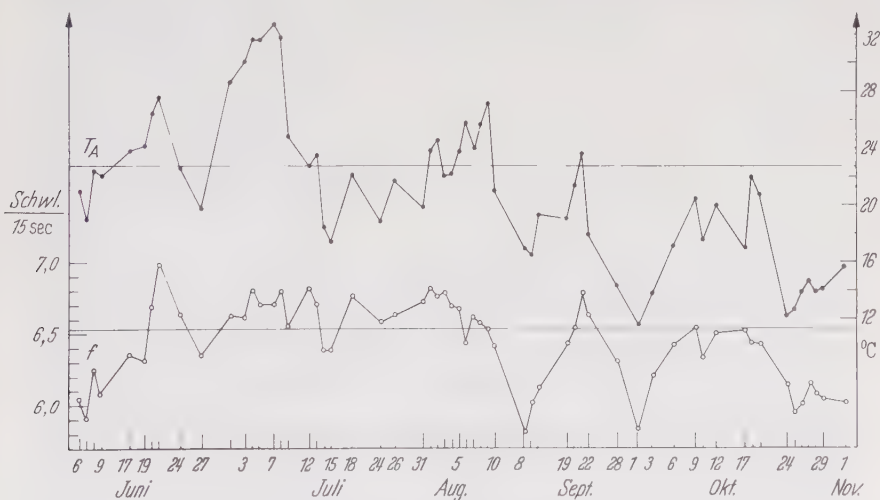


Abb. 8. Jahresgang von Außentemperatur T_A und Tanzfrequenz f . Entfernung Stock — Futterplatz 385 m, Versuchsjahr 1957. Darstellung wie in Abb. 7

Abb. 12 zeigt das Ergebnis, das aus den Tänzen von 1956 bis 1958 mit Hilfe gleitender Durchschnitte über 3 Werte gewonnen wurde. Das

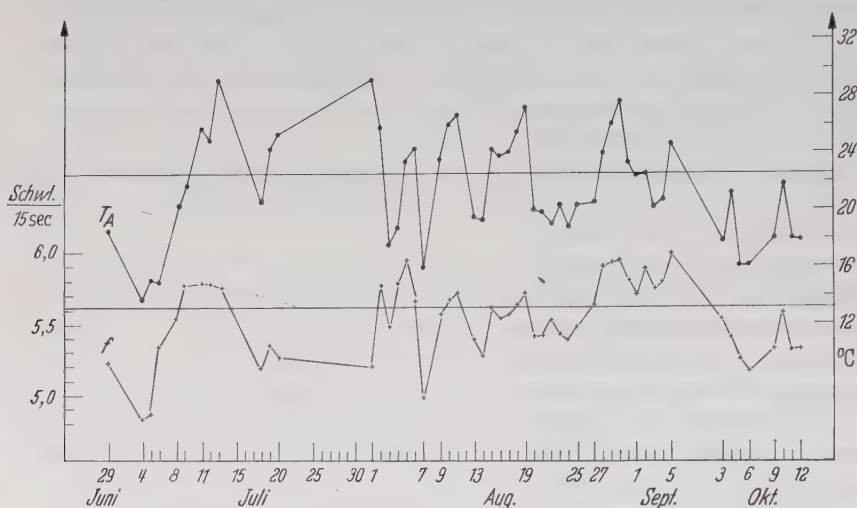


Abb. 9. Jahrgang von Außentemperatur T_A und Tanzfrequenz f . Entfernung Stock — Futterplatz 600 m, Versuchsjahr 1958. Darstellung wie in Abb. 7

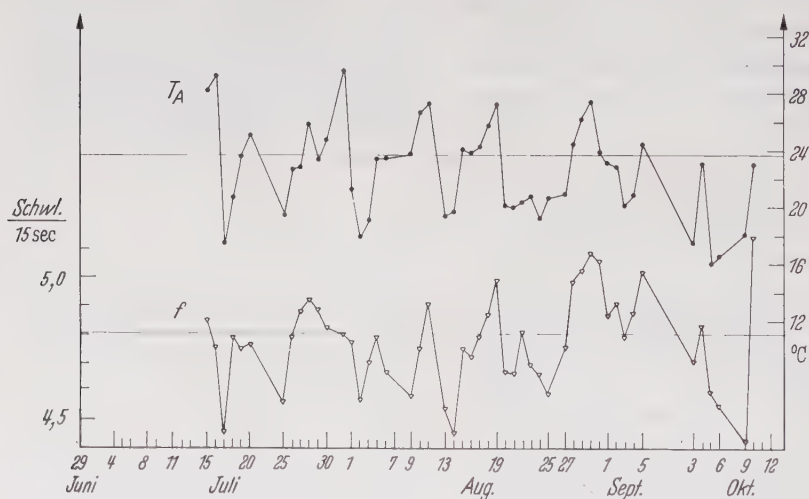


Abb. 10. Jahrgang von Außentemperatur T_A und Tanzfrequenz f . Entfernung Stock — Futterplatz 900 m, Versuchsjahr 1958. Darstellung wie in Abb. 7

Futtertischchen befand sich bei 385 m. Die Kurve verbindet die Frequenzmittel der einzelnen Dekaden des Versuchszeitraums. Charakteristisch ist das breite Maximum im Juli, sowie das langsame Tanztempo zu Beginn und gegen Ende der jährlichen Sammelperiode. Der etwas

tiefe Wert im August rührt daher, daß für die letzte Dekade nur Messungen an einem relativ langsam tanzenden Volk vorlagen.

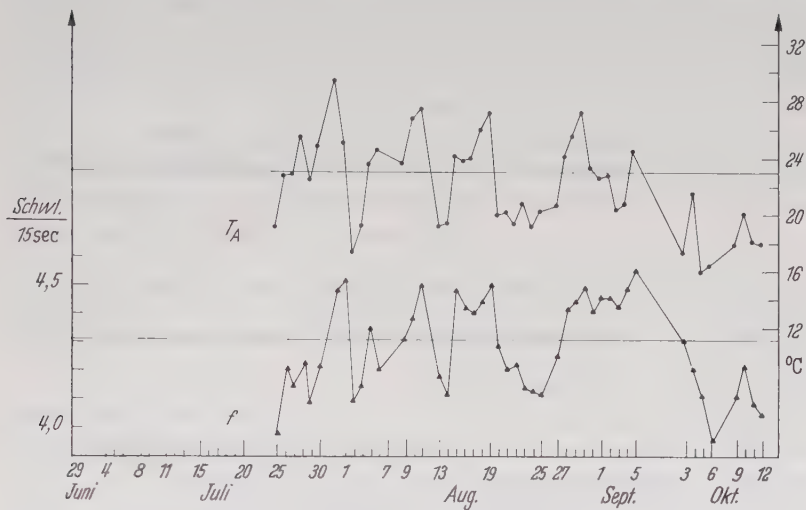


Abb. 11. Jahresgang von Außentemperatur T_A und Tanzfrequenz f . Entfernung Stock — Futterplatz 1250 m, Versuchsjahr 1958. Darstellung wie in Abb. 7

Ein Jahresrhythmus ist also tatsächlich vorhanden. Offensichtlich hat aber diese weitgespannte Rhythmik nur untergeordnete Bedeutung. Das Bild des Jahresgangs wird beherrscht von kurzfristigen Schwankungen und unregelmäßigen Zacken. Es ist naheliegend, in diesen Diskontinuitäten die Rückwirkung äußerer Störungen zu sehen, sei es von seiten des Wettergeschehens, sei es eventuell durch biotische Ereignisse, z. B. das Aufblühen einer neuen Trachtpflanze.

Für den Jahresrhythmus selbst bleibt unbewiesen, ob er durch Wetterfaktoren induziert ist¹. Für die dem Jahresrhythmus überlagerten Unstetigkeiten ist dagegen das Wetter mit großer Wahrscheinlichkeit die Hauptursache. Denn die Schwankungen des Tanztempos von Tag zu Tag lassen sich weitgehend mit Hilfe einzelner meteorologischer Vorgänge deuten, wie ich im folgenden zeigen möchte.

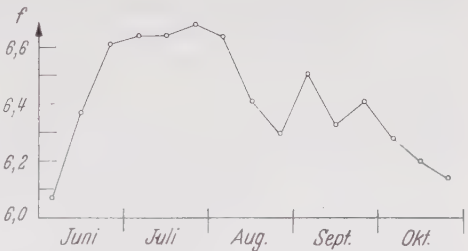


Abb. 12. Jahresgang der Tanzfrequenz. Futterplatzentfernung 385 m, Versuchsjahre 1956—1958 zusammengefaßt. Die Kurvenpunkte beruhen hier auf ausgeglichenen Durchschnitts für die einzelnen Dekaden

¹ Die Annahme endogener Einflüsse würde jedoch bei der kurzen Lebensdauer einer Sammlerin komplizierte zusätzliche Hypothesen erfordern.

Forderte schon der generalisierte Verlauf der Jahreskurve dazu heraus, einen *Zusammenhang mit der Temperatur* zu suchen, die ja in ähnlicher Weise wie die Frequenz während der Versuchszeit Tiefstwerte im Frühjahr und Spätherbst, sowie ein Maximum im Hochsommer zeigt, so ist die Übereinstimmung der nicht ausgeglichenen Linienzüge auf den ersten Blick doch erstaunlich.

Der Vergleich wäre nicht exakt, wenn man dabei die üblichen Tagesdurchschnittstemperaturen verwendete. Diese werden übereinkunftsgemäß aus 3 charakteristischen Messungen um 7, 14 und 21 Uhr als Mittel $\frac{T_7 + T_{14} + 2T_{21}}{4}$ gebildet und in den Wetterkarten angegeben. Ich legte meinen Berechnungen und Kurven eine „Versuchsdurchschnittstemperatur“ zugrunde, die sich als $\frac{\sum T_{Ai}}{n}$ ergibt, und sinnvoller ist, da ja nachts normalerweise keine Tänze stattfinden. (T_{Ai} bedeutet die Flugtemperatur vor jedem gemessenen Tanz, n die Gesamtzahl der im betreffenden Zeitraum protokollierten Meldungen.)

Wie aus Abb. 7 bis 11 hervorgeht, entsprechen den Temperaturmaxima im allgemeinen hohe Werte der Frequenz, den Tiefpunkten der Außentemperatur dagegen ein langsames Tanztempo.

Die *Übereinstimmung* gilt vor allem für die Minima.

Man vergleiche die Temperatur- und Frequenzwerte am 23. und 30. 8. sowie am 11. 10. 1956. Auch 1957 wiederholen sich die großen Depressionen des Temperaturverlaufs in der Tanzkurve (7. und 27. 6., 15. 7., 9. 9., 1. und 25. 10.). Dasselbe gilt für 1958, wie die Messungen bei 600 m (4. 7., 7. 8., 24. 8. und 6. 10.), bei 900 m (17. 7., 25. 7., 3. 8., 13./14. 8., 24. 8.) sowie bei 1250 m (3. 8., 13./14. 8. und 24. 8.) zeigen.

Die seit langem bekannten Singularitäten des Wettergeschehens haben somit ihre Entsprechung in den Bientänzen. Die „Schafskälte“ drückte das Frequenzniveau Anfang Juni 1957, und ein weiterer Kälterückfall Ende Juni hatte besonders am Siebenschläfertag (27. 6. 57) ein stark verlangsamtes Tanztempo zur Folge. Eine typische Altweibersommerlage wurde durch die Messungen von 1956 erfaßt und äußert sich in erneutem Anstieg der Kurve Ende September.

Bei genauerer Durchsicht der Diagramme stellen sich neben den schon beschriebenen Ähnlichkeiten der Kurvenbilder auch eine Reihe von *Divergenzen* heraus, Eigentümlichkeiten des Frequenzverlaufs, die ich hier in 2 Gruppen einteilen möchte:

Erstens sind die Proportionen des Anstiegs bzw. Abfalls der Temperatur- und Tanzkurven durchaus nicht immer dieselben.

So findet sich an mehreren Tagen bei hoher Außentemperatur nur eine relativ niedrige Frequenz. Das war z. B. am 1. 8. 1958 bei allen 3 Futterplatzentfernungen der Fall. Auch der 27. 8. 1956 und der 9. 8. 1957 zeigen eine im Vergleich zur Temperatur stark gedämpfte Erhöhung der Frequenz. Besonders drastisch aber bringt der 7. 7. 1957 den Sachverhalt zum Ausdruck. Bei einem Durchschnitt von 32,8° C (und einem Maximum von 35°!) war dies der wärmste Versuchstag überhaupt. Das Tanztempo dagegen erhob sich mit 6,71 Schwl./15 sec nur unbedeutend über

das Jahresmittel — ein ähnliches Frequenzniveau wurde am 13. Juli bei nur 23,5° C, und am 31. Juli sogar bei nur 20,0° C erreicht!

Umgekehrt wurde gelegentlich die herrschende Außentemperatur von den Bienen „überbewertet“. Für den 21. 6. 1957 errechnete ich bei 27,6° C 6,99 Wendungen/15 sec, also eine Geschwindigkeit, die weit über allen andern liegt, einschließlich der des 7. Juli, obwohl dieser Tag, wie bereits erwähnt, wesentlich heißer war. Ähnliches gilt für den 5. 9. 1958, besonders bei 600 und 900 m.

Nicht nur das vergleichsweise Ausmaß der Änderung von Temperatur- und Frequenzdurchschnitten zeigt Divergenzen, sondern zweitens auch die Richtung des Anstiegs beider Kurven.

Ein gegensinniger Verlauf von Temperatur und Tanztempo ist z. B. vom 9. bis 13. 7. 1957 zu erkennen. Geradezu spiegelbildlich verhalten sich die beiden Meßgrößen zwischen 4. und 9. 8. 1957. Während die Temperatur bei insgesamt steigender Tendenz vom 6. zum 7. August schwach abfällt, sinkt die Tanzgeschwindigkeit über den gesamten Zeitraum, mit Ausnahme eines kurzen Anstiegs an den genannten Tagen.

Schließlich zeigen sich, wenngleich seltener, Unterschiede auch zwischen den verschiedenen Futterplätzen. Die Änderungen der durchschnittlichen Tanzfrequenzen von Tag zu Tag erfolgen nicht immer gleichsinnig untereinander, trotz weitgehend ähnlicher Temperaturverhältnisse auf dem Flugweg. Bei den Versuchen zwischen 30. 7. und 2. 8. 1958 ergeben sämtliche 3 Meßreihen ein anderes Bild, das zudem in keinem Fall ganz mit dem der Außentemperatur übereinstimmt. Als weiteres Beispiel sei auf die Zeitspanne vom 3. bis 5. 10. 1958 hingewiesen, in der nur die 900 m-Kurve dem Temperaturgang folgt, die 600- und 1250 m-Linien dagegen durchgehend abfallen.

Frägt man nach den *Ursachen dieser Abweichungen* im Verlauf der Temperatur- und Frequenzdurchschnitte, so stößt man auf den Einfluß weiterer Wetterfaktoren, die modifizierend mitwirkten. Darauf wies ja schon die meist einheitliche Reaktion aller Sammelgruppen hin. Vorgehend auf eines der folgenden Kapitel seien hier in erster Linie Wind und Schwüle genannt.

Unter Berücksichtigung dieser Elemente lassen sich sehr viele Divergenzen deuten. (Die gelegentlich gegensinnigen Änderungen verschieden weit fliegender Bienenscharen sind auf diese Weise allerdings nicht zu erklären.)

So trafen die Sammlerinnen z. B. am 7. 7. 1957 Gegenwind beim Hinflug an. Gleichzeitig herrschte Anfang Juli eine außerordentlich starke Schwüle, die nahe an die bisher bekannten Extremwerte heranreicht. Die Folge war eine für die Hitze ungewöhnlich niedrige Tagesdurchschnittsfrequenz. Ähnlich war es am 1. 8. 1958, um nur noch einen weiteren Fall herauszugreifen. An diesem Tag bahnte sich ein Wetterumschlag an, der von relativ kräftigem Gegenwind begleitet war und den Hinflug zu sämtlichen Futterplätzen erschwerte. Wieder waren die Tänze langsam, besonders im Vergleich zum 2. August, wo bei zwar tieferer Temperatur lediglich Seitenwind wehte.

Auch die Trachtverhältnisse scheinen von Bedeutung zu sein. Die Konkurrenz natürlicher Nektarquellen und damit die hohe Schwellenkonzentration und geringe Tanzbereitschaft stellen im zeitigen Frühjahr vielfach die einzig greifbare Erklärung für das langsame Tanztempo dar.

Die oben dargestellten Abweichungen dürfen nicht über die Realität eines Jahresrhythmus, sowie eines *echten Zusammenhangs* zwischen den interdiurnen Änderungen der Temperatur und der Tanzgeschwindigkeit hinwegtäuschen. Die Frequenzkurve spiegelt, wenn auch verzerrt, den Verlauf der Versuchstemperatur. Diese Beziehung, die bisher nur rein nach dem graphischen Bild ermittelt wurde, läßt sich auch *rechnerisch* erfassen.

Zu diesem Zweck bestimmte ich aus dem Material der Jahre 1957 und 1958 für alle Futterplatzentfernungen die *Korrelationskoeffizienten* (vgl. S. 26). Dabei wurde ein linearer Zusammenhang zwischen den Tagesdurchschnitten der Tanzfrequenz und der Versuchstemperatur vorausgesetzt. Die statistischen Daten sind in Tabelle 8 wiedergegeben. $\bar{\vartheta}$ ist der Jahresdurchschnitt der Außentemperatur, berechnet aus den Mittelwerten $\bar{T}_i$ der einzelnen Versuchstage. φ steht entsprechend für die durchschnittliche Tanzgeschwindigkeit. Unter $r_{0,1\%}$ sind Werte angegeben, die von den errechneten Korrelationskoeffizienten r_{fT} mindestens erreicht werden müssen, damit die Beziehung als „überzufällig“ bezeichnet werden kann, wenn man eine Überschreitungswahrscheinlichkeit von 0,1% zugrunde legt.

Tabelle 8. *Ergebnisse der Korrelationsrechnung für die Tagesdurchschnitte von Außentemperatur und Tanzgeschwindigkeit*

Jahr	Entfernung	N	$\bar{\vartheta}$	φ	r_{fT}	$r_{0,1\%}$	z	b_f	a
1957	385	58	21,3	6,45	0,72	0,42	0,91	0,040	5,604
1958	600	53	21,7	5,53	0,64	0,44	0,76	0,046	4,526
1958	900	50	22,5	4,77	0,64	0,45	0,76	0,032	4,057
1958	1250	46	22,1	4,28	0,73	0,47	0,94	0,037	3,460

N = Zahl der Versuchstage, $\bar{\vartheta} = \frac{1}{N} \sum_i \bar{T}_i$, $\varphi = \frac{1}{N} \sum_i \bar{f}_i$, r = Korrelationskoeffizient, z = Korrelationsziffer, b_f = Regressionskoeffizient von $\bar{f}$ auf $\bar{T}$, a = auf 0° C reduzierte Tanzgeschwindigkeit.

Wie ein Vergleich der beiden Spalten zeigt, ergeben sich für r_{fT} Zahlenwerte, die erheblich größer sind, als dies selbst bei dem strengen Maßstab von $P=0,001$ erforderlich wäre. *Es besteht also ein hoch gesicherter Zusammenhang zwischen dem Tagesdurchschnitt der Tanzfrequenz und der durchschnittlichen Außentemperatur während der Flugzeit.*

Es läßt sich weiterhin prüfen, ob zwischen den einzelnen Entfernungen Unterschiede in der Straffheit dieser Beziehung bestehen. Hierzu ist eine Umrechnung in Korrelationsziffern z notwendig. Die höchste Differenz, nämlich zwischen 1250 und 900 m, beträgt 0,18. Bei einer Überschreitungswahrscheinlichkeit von 5% müßte diese Differenz mindestens 0,41 erreichen, und für $P=0,1\%$ sogar den Wert 0,69. Die

einzelnen Korrelationskoeffizienten bei verschiedener Flugweite weisen demnach nur zufällige Unterschiede auf.

Da bei den Berechnungen ein linearer Zusammenhang zwischen durchschnittlicher Temperatur und Tanzfrequenz angenommen wurde, läßt sich die Gleichung der Beziehungsgeraden leicht formulieren: $\bar{f} = a + b_f \cdot \bar{T}$. Darin ist das Freiglied $a = \varphi - b_f \cdot \theta$ sozusagen die auf 0°C reduzierte Tanzgeschwindigkeit. Die Werte für a sind entfernungsabhängig und liegen auf einer Kurve ähnlicher Art, wie sie v. FRISCH empirisch aufstellte, und wie sie HALDANE u. SPURWAY (1954), HERAN (1956) und BOCH (1957) als Exponential- bzw. Potenzfunktion ohne Berücksichtigung der Temperatur festgelegt haben (Abb. 13). Die Konstante b_f in der Gleichung ist der Regressionskoeffizient. Dieser gibt an, um welchen Betrag die Frequenz $\bar{f}$ steigt, wenn die mittlere Versuchstemperatur $\bar{T}$ um 1°C zunimmt. Gegenüber a scheint b_f bei den einzelnen Futterplätzen nur regellos zu schwanken.

Mit den aus der Tabelle zu entnehmenden Werten lautet die Funktion z. B. für 1250 m: $\bar{f} = 3,460 + 0,037 \bar{T}$. Geht man von einer Temperatur von 20°C während der Sammelflüge aus, so resultiert 4,2 als durchschnittliche Zahl der Wendungen pro $\frac{1}{4}$ min. Dies steht mit den beobachteten Verhältnissen recht gut in Einklang, falls, wie etwa am 21. und 27. August oder am 10. Oktober 1958, die übrigen Wetterfaktoren keine außergewöhnliche Lage herbeiführen.

Es ist notwendig, noch die *Rolle der Temperatur* sowohl bei der graphischen Darstellung und den daraus abgeleiteten Ausführungen als auch bei der Korrelationsrechnung zu beleuchten. Da andere Elemente hier nicht berücksichtigt werden, entspricht die Temperatur nicht einem Einzelfaktor, sondern spielt — ähnlich wie früher der Begriff der Wetterphase — beim Vergleich mit den Tänzen die Rolle einer „repräsentativen Größe“, die für das Gesamtwetter oder seine biotropen Faktoren steht. Als Tagesdurchschnitt hat sie damit die Funktion eines „Indikators“ für die jeweilige Tageslage.

Bei der offensichtlich sehr engen Korrelation — die Frequenzkurve kann ja, wie gezeigt wurde, bis auf einzelne Zacken den Mittelwerten der Außentemperatur zugeordnet werden — ist aber der Schluß zulässig, daß die Temperatur nicht nur Exponent des Gesamtwetters ist, sondern daß ihr selbst entscheidende Bedeutung bei der Beeinflussung der Tänze zukommt. Andererseits weisen die Abweichungen im Verlauf von Temperatur und Frequenz (welche ja meist bei allen Sammelgruppen gleichsinnig zu beobachten waren) darauf hin, daß die Tanzgeschwindigkeit nicht allein durch diese Größe bestimmt wird; oder mit anderen Worten: daß die Außentemperatur nicht völlig repräsentativ, symptoma-

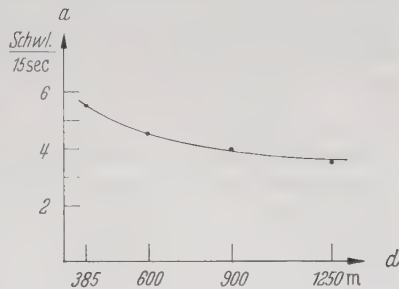


Abb. 13. Größe des Freiglieds a der Regressionsgleichung von $\bar{f}$ auf T_d , in Abhängigkeit von der Futterplatzdistanz d („auf 0°C reduzierte Tanzgeschwindigkeit“), vgl. Text

tisch für das Wettergeschehen ist. Unter Hinzunahme des Winds ließen sich ja bereits einige der Divergenzen deuten. Genauerem Aufschluß gibt die Einzelanalyse, mit deren Hilfe es in vielen Fällen möglich war, Licht auf die noch verbliebenen Unklarheiten zu werfen (S. 46f.).

III. Der Tagesgang der Tanzfrequenz

Während es möglich war, am Verlauf der Tanzfrequenz einen deutlichen Jahresrhythmus aufzuzeigen, und die Abweichungen von diesem durch Zuordnung zu Wetterfaktoren, insbesondere zur Außentemperatur weitgehend zu klären, brachte die Analyse des *Tagesgangs* kein eindeutiges Ergebnis.

Da ja eine Wetterabhängigkeit offensichtlich vorhanden ist, wäre eine tagesrhythmische Komponente in der Tanzgeschwindigkeit aus den gleichen Gründen zu erwarten wie ein Jahresrhythmus: Alle meteorologischen Faktoren zeigen infolge ihres direkten oder indirekten Zusammenhangs mit der Sonnenstrahlung außer dem Jahresrhythmus auch eine 24-Stunden-Periodik, die im Vergleich zu den interdiurnen Änderungen ausgeprägt (in unserem Klima z. B. bei der Temperatur) oder weniger augenfällig (beim Luftdruck) sein kann. Wie auch die einzelnen Elemente auf die Bienen wirken, sei es hemmend oder fördernd, stets wird bei ungestörter Lage ein Einfluß von tagesrhythmisch wechselnder Stärke resultieren, der sich im Niveau der Tanzgeschwindigkeit äußern sollte.

Aus dem geprüften Material ging aber ein Tagesrhythmus nicht so deutlich hervor, wie es auf Grund der bisher geschilderten Befunde zu erwarten war. Außerdem ließ sich der tatsächliche Gang der Frequenz nur teilweise mit Wetterfaktoren in Verbindung bringen.

Als Beispiel für den Verlauf des Tanztempos möchte ich hier auf 2 Einzeltage näher eingehen, die hinsichtlich der Zahl der Messungen relativ dicht besetzt, aber sonst aus einer langen Reihe ähnlicher Versuche willkürlich herausgegriffen sind. Abb. 14 veranschaulicht die Verhältnisse für den 9. August 1957. Wetterelemente und Tänze sind in Kurvenform wiedergegeben.

Nach günstigen Flugtagen hatte sich das Volk gut entwickelt, und im Stock stellte ich viel junge und frisch gedeckelte Brut, sowie reichliche Vorräte fest. — Am 9. August selbst lag München im Bereich einer warmfeuchten SW-Strömung, durch die schon in der Nacht und den frühen Morgenstunden gewittrige Regen niedergegangen waren. Bei Fütterungsbeginn um 8.30 Uhr war die Luft außerordentlich rein, der Himmel nahezu wolkenlos, und die Intensität der Sonnenstrahlung erreichte die höchsten Werte, die ich während meiner mehrjährigen Versuche in diesem Zeitraum überhaupt beobachten konnte. Jedoch fiel der Luftdruck stark, und bei relativ kräftigem SW-Wind (etwa 1,4 m/sec) war das strahlend sonnige Wetter nur von kurzer Dauer. Schon um 10.30 Uhr läßt sich aus den Registrierungen eine gewisse Abschwächung der Strahlungsintensität er-

kennen. Um 12.30 Uhr hatten bei auffrischem Wind die von SW her aufziehenden Cirrostratusschleier die Sonne erreicht, und $1\frac{1}{2}$ Std später war der ganze Himmel überzogen. Die hohen Schichtwolken waren nicht einheitlich, was sich auch nachträglich aus den stark gezackten Aufzeichnungen des Aktinographen entnehmen läßt. Die relative Strahlung schwankte zunächst zwischen 70 und 90 %. Bis gegen Abend herrschte drückende Schwüle, besonders als ab 14 Uhr die Luftbewegung immer mehr nachließ. Die Außentemperaturkurve war von 12.30 Uhr an nur noch ganz schwach angestiegen, erreichte gegen 14.15 Uhr mit 31°C ihr Maximum, um danach vorerst langsam, dann rascher abzusinken. Ein entsprechend gegensinniges Verhalten zeigte die relative Feuchte. Im Westen standen bereits tiefe, graue Gewitterwolken, als die Jungbienen um 15.15 Uhr mit dem Vorspiel begannen, das etwa $\frac{1}{2}$ Std dauerte. Die letzten Sterzler zogen sich etwa gleichzeitig mit dem recht schroffen Abfall der Strahlung um 15.50 Uhr in den Stock zurück. Die Wolkendecke hatte sich inzwischen verdichtet und bleigraue Farbe angenommen. Die Strahlung betrug nur noch 20–30 % der erreichbaren Intensität. Trotzdem sammelten die Bienen am Futterplatz mit unvermindertem Eifer. Erst gegen 17 Uhr, als es noch dunkler wurde und plötzlich böiger Wind aufkam, blieben die ersten Gezeichneten im Stock. Um 17.20 Uhr setzte mit dem Durchzug einer Kaltfront und kräftigem Druckanstieg leichter Regen ein, der zwar zunächst nur 20 min anhielt, aber doch zur Einstellung des regelmäßigen Flugbetriebs führte. Einige Bienen, z.B. Nr. 2, 10, 78 sowie die in die graphische Darstellung aufgenommene Nr. 33 kehrten überhaupt nicht mehr vom Flug zurück [vgl. S. 8, b)], bei den übrigen vergrößerten sich die Intervalle zwischen dem Erscheinen auf der Tanzfläche laufend, bis auch sie ihre Sammeltätigkeit beendeten. Ab 18 Uhr wurden nur noch einige Neulinge am Futterschälchen angetroffen¹. Es war dunkel, kühl und windig. Die Temperatur war in der letzten halben Stunde um über 5° gefallen, die relative Feuchte zeigte einen Sprung von 60 auf 85 %. Bis 18.25 Uhr vermerkt das Protokoll nur noch einen einzigen Tanz: um 18.05 Uhr hatte Nr. 74 meiner Schar einen Ausflug gewagt, und daraufhin das Fortdauern der Fütterung im Stock gemeldet. Aber die Werbung blieb ohne Widerhall — die übrigen Sammlerinnen saßen träge auf meist entlegenen Teilen der Wabenfläche und putzten ihre Flügel oder zeigten Pumpbewegungen.

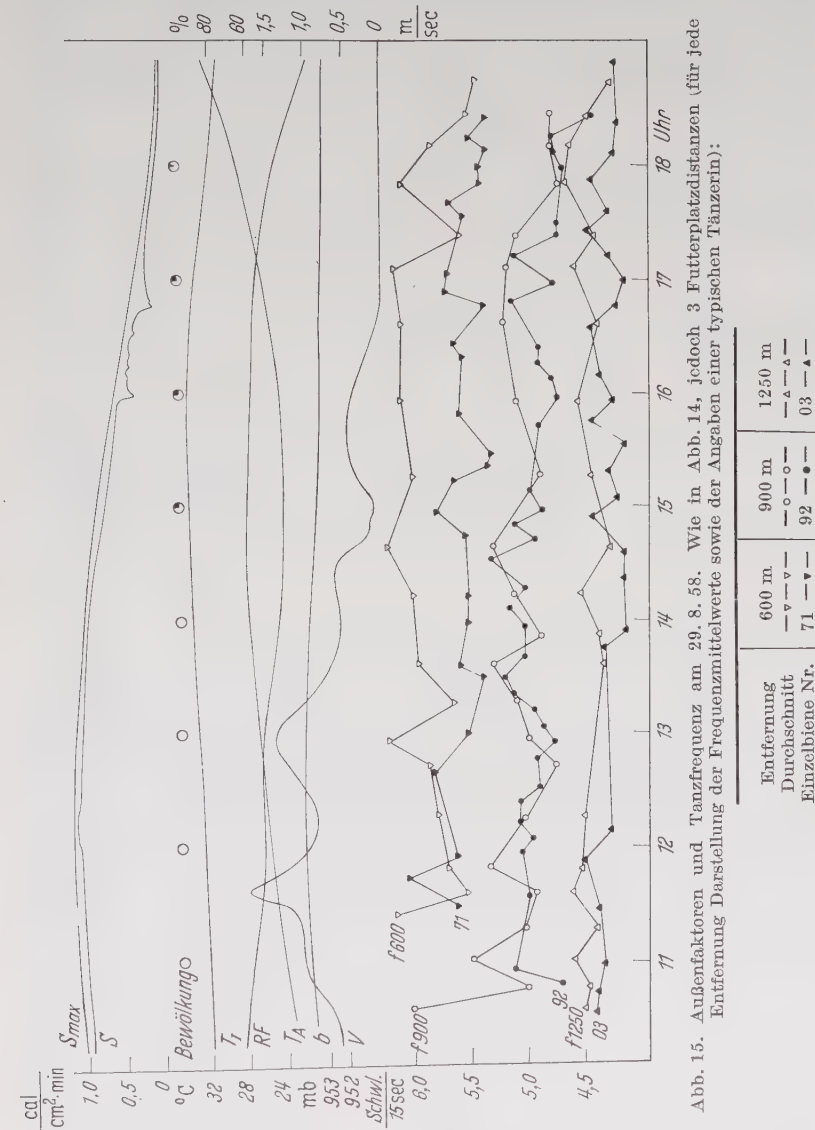
Doch wie hatten sie während des ganzen Tags in ihren *Tänzen* auf die geschiederten Wettereinflüsse reagiert?

Im Diagramm sind unter den Kurven der meteorologischen Faktoren die Entfernungsangaben der 3 Hauptbienen 6, 33 und 76 dargestellt. Sie sind für das Gesamtbild der Tänze so charakteristisch, daß ich auf die übrigen Messungen nicht einzugehen brauche. Die Divergenzen in der Frequenz der Sammlerinnen sind nicht verwunderlich. Es dürfte sich um altersbedingte Abweichungen handeln, wie sie schon von SCHWEIGER nachgewiesen wurden. Erstaunlicher sind die vielfach unterschiedlichen Reaktionsformen der Einzelbienen und die großen Frequenzschwankungen, die fast jeden systematischen Gang, und meist auch einen klar durchschaubaren Zusammenhang mit Außenfaktoren vermissen lassen.

Dafür einige Beispiele: Biene 33 und 76 zeigen gegen 10.40 Uhr — vielleicht als Folge der erhöhten Stocktemperatur — ein recht schnelles Tanztempo. Bei der dritten Sammlerin dagegen nimmt die Zahl der Wendungen pro 15 sec bis zu diesem Zeitpunkt laufend ab. — Zwischen 12 und 13.30 Uhr weist Nr. 33 — möglicherweise in Zusammenhang mit dem auffrischenden, etwas böigen Wind — sehr starke Schwankungen auf. Bei Biene 6 beobachtete ich indessen zwar auffällig tiefe, aber recht ausgeglichene Werte, und auch die Kurve von Nr. 76 ist bis auf einen kurzen

¹ Die Tatsache, daß ungezeichnete (neue) Bienen unter ungünstigen Bedingungen hartnäckiger am Zuckerwasser erscheinen, konnte ich häufig beobachten.

gung des Tempos bis 15 Uhr festzustellen. Diese Biene zeigt auch ein deutliches Absinken der Frequenz in den Abendstunden, und damit noch am ehesten einen mit dem Temperaturverlauf vergleichbaren Gang. Doch fehlt, im ganzen gesehen,



diesem wie allen anderen daraufhin geprüften Versuchen eine klare tagesrhythmische Gesetzmäßigkeit.

Zu diesem Schluß gelangt man auch bei der Durchsicht der Abb. 15. Diese stellt die Verhältnisse am 29. August 1958 dar, auf den ich im Hinblick auf den Tagesgang der Tänze noch kurz als zweites Beispiel eingehen möchte.

Die Messungen — insgesamt 664 — wurden im Forstenrieder Park an 3 gleichzeitig in verschiedener Entfernung aber selber Richtung sammelnden Bienengruppen durchgeführt. Die Vorratslage im Stock war sehr gut. Die obere Wabe war zu $\frac{2}{3}$ gedeckelt, doch war noch genügend Speichermöglichkeit vorhanden, und daher der Beflug der Futterplätze und die Tanzlust der Heimkehrer ausgezeichnet. Lediglich über Mittag ließ die Zahl der Werbungen etwas nach; die Bienen waren auch in anderer Beziehung „lahm“ — sie griffen z. B. eine um 12.50 Uhr eingedrungene Wespe kaum an, so daß diese nach 5 min ungeschoren entkommen konnte. Das Aussetzen der Tänze bis 13.30 Uhr von seiten der Fernsammlerinnen ist auf fortwährende Belästigung durch Wespen am Futtertischchen zurückzuführen. Erst als 6 der Störenfriede erwischt werden konnten und die übrigen das Feld mieden, normalisierte sich der Betrieb und die Trachtquelle schien wieder einer Meldung wert. — Unter dem Einfluß eines Hochdruckgebietes und bei örtlicher Luftströmung war der Versuchstag nahezu störungsfrei, was sich in dem gleichmäßigen und annähernd symmetrischen Gang der dargestellten meteorologischen Elemente äußert. Der Himmel war meist wolkenlos. Jedoch erreichte die Strahlung infolge leichten Dunstes nur rund 90% der möglichen Höhe. Am Spätnachmittag zogen auch einige flache Wolkenfelder auf, die sich aber nach kurzer Zeit wieder auflösten. Die Außentemperatur zeigte hochsommerliche Werte. Das Vorspiel der Jungbienen fiel etwa mit deren Maximum gegen 14.40 Uhr zusammen. Die Temperatur auf dem Tanzboden hinkte demgegenüber etwas nach: sie sank erst ab 16 Uhr langsam ab. Trotz der Hitze stellte sich kein Schwülegefühl ein. Während der Wind vormittags noch mit Geschwindigkeiten von 1, bei Auffrischen auch von 1,5 m/sec aus östlicher Richtung wehte, den Hinflug zum Futterplatz also unterstützte, legte er sich im Lauf des Nachmittags völlig. Das Anemometer zeigte ab 16.40 Uhr keine Umdrehung des Schalenkreuzes mehr. Der Luftdruck blieb während der ganzen Versuchsdauer fast unverändert: er fiel kaum merklich von 954 auf 953 mm Hg.

Welches Bild bieten nun die *Entfernungsweisungen* der Bienen während dieses Tages? Die Kurven demonstrieren das Verhalten jeweils einer Sammlerin bei jeder der 3 gewählten Flugweiten. Bei Biene 71 (600 m) liegt die Hauptmasse der Angaben zwischen 5,4 und 5,6 Schw./15 sec, ohne daß es im einzelnen gelingt, herausfallende Werte einem äußeren Faktor zuzuordnen. Nur in der Zeit von 11.30 bis 12.40 Uhr liegen einige Tänze in zusammenhängender Folge über diesem Niveau (was z. B. durch den herrschenden Mitwind bewirkt sein könnte), und ab 17.45 Uhr fallen die Meldungen gegenüber den vorhergehenden durch verlangsamtes Tempo auf. — Biene Nr. 92, welche bei 900 m verkehrte, war eine hervorragende Tänzerin. Sie benützte fast jede Rückkehr, um nachdrücklich Verstärkung anzuwerben. So ist ihre Kurve durch sehr zahlreiche und stets mehrfache Messungen belegt. Dennoch sind auch hier die Schwankungen beträchtlich und nahezu regellos. Es wurden Differenzen von 0,4 Schw./15 sec von einem Tanz zum andern beobachtet, welche weder auf Meßfehler noch auf plötzliche Änderungen der meteorologischen Elemente zurückzuführen sind (vgl. S. 112). Im Gang der Frequenz lassen sich 2 „Hochplateaus“ feststellen: von 11 bis 12.30, sowie von 13.20 bis 14.40 Uhr. Ausgesprochen niedere Werte liegen zwischen 15.40 und 16.20, sowie abends ab 17.20 Uhr. — Auch die Fernsammlerin Nr. 03 zeigt in der ersten Zeit ihrer Tätigkeit, etwa bis 12 Uhr, schnelle Tänze (5 Meldungen nacheinander mit über 4,3 Schw./15 sec), und außerdem einen Frequenzabfall gegen Abend (3 Werte unter 4,2). Das steht in Übereinstimmung mit den Angaben der beiden anderen genannten Hauptbienen, jedoch keineswegs mit denen aller Futterplatzbesucher. So scheint es doch fraglich, ob es berechtigt ist, die Tanzbeschleunigung am Morgen dem Mitwind zuzuschreiben. Ein weiteres, über längere Zeit anhaltendes tiefes oder hohes Niveau der Frequenz ist nicht zu erkennen. Dagegen treten in der

Kurve kurzfristig Sprünge bis zu 0,3 Schwl./15 sec auf, was hier bei den niederen Absolutwerten besonders beachtlich ist. Meßfehler dieser Größe sind unwahrscheinlich. Doch zeigt auch keiner der ausgewerteten Außenfaktoren ähnliche Unstetigkeiten.

Nach den bisher geschilderten Ergebnissen ist also der Tagesverlauf der Tanzgeschwindigkeit — im Gegensatz zum Jahresgang — durch *unübersichtliche*, mehr oder weniger willkürliche *Schwankungen* gekennzeichnet. Dies ist selbst dann der Fall, wenn die meteorologischen Elemente sich wie am 29. August 1958 ganz kontinuierlich und gesetzmäßig ändern. Die Erwartung, daß bei Vorhandensein einer Wetterabhängigkeit ein Tagesrhythmus um so ausgeprägter zum Vorschein kommen sollte, je weniger gestört und damit periodischer der Verlauf der Witterungsfaktoren ist, hat sich also nicht bestätigt.

Sucht man nach einer Erklärung dafür, daß ein Tagesrhythmus in den Tanzkurven fehlt, und die Zacken keinen Zusammenhang zu eventuell aperiodischen Vorgängen der Atmosphäre zeigen, so ist folgende Möglichkeit in Betracht zu ziehen: Der Entfernungsweisung könnte eine natürliche Ungenauigkeit von seiten der Bienen anhaften, welche die rhythmische Komponente überdeckt. Die Aufeinanderfolge der Tänze einer Sammlerin ist eventuell zu wenig dicht, um die im einzelnen nicht ganz präzisen Angaben aufzuwiegen und feinere Trends im Tagesgang feststellen zu lassen.

Ich versuchte daher, durch Zusammenfassen der Meldungen aller Bienen in Abschnitten zu 10 min (9. August 1957), bzw. in Zeitspannen wechselnder Dauer aber homogener Wetterkonstellation (29. August 1958) einen gewissen Ausgleich für die unscharfen Weisungen zu erzielen. Aber das so gewonnene Bild ist ebenfalls nicht einheitlich:

Am 9. August 1957 (Abb. 14) bewegt sich die Kurve zwischen 6,4 und 6,7 Schwl./15 sec, bis auf einen Abfall in den Abendstunden ohne ausgeprägten Tagesrhythmus. Vor den etwas erhöhten Werten zwischen 14.30 und 15 Uhr findet sich eine wannenförmige Depression als Ausdruck einer „Mittagsträgheit“, wie sie in ähnlicher Weise von LINDAUER schon 1948 für die Tanzfreudigkeit beschrieben wurde, und wie ich sie auch bei der Tanzfrequenz an schwülen Tagen häufig beobachten konnte. Die teils recht erheblichen Abweichungen zwischen den Einzelbienen und der Durchschnittslinie demonstrieren, welche große Rolle individuelle Unterschiede bei der Entfernungsangabe spielen.

Am 29. August 1958 (Abb. 15) wird noch deutlicher, daß es oft fast aussichtslos ist, bei dem Umfang der Streuungen Gesetzmäßigkeiten zu finden, die allen 3 Flugweiten gemeinsam sind. Auffällig hohe, jedoch jeweils nur durch 2 Tänze belegte Anfangswerte zeichnen die 600- und 900 m-Kurve etwa 1 Std nach Fütterungsbeginn, aber zu ganz verschiedener Zeit, aus. Keine Spur davon bei 1250 m! Die durchschnittliche Frequenz der 600 m-Gruppe steigt bis etwa 14.40 Uhr, doch ist das Niveau von 14 bis 17 Uhr fast ausgeglichen hoch. Die 900 m-Linie ist so zackig, daß kein klares Maximum zu erkennen ist. Bei 1250 m scheint das Tanztempo bis gegen 18 Uhr zuzunehmen, nachdem der Schock durch die Wespenstörung überwunden ist. Von da an erfolgt ein rascher Abfall. Diese Frequenzabnahme am Abend gehört zu den wenigen Merkmalen, die sich bei sämtlichen

Entfernungen wiederfinden. Doch setzt die Verlangsamung der Tänze zu verschiedener Zeit ein — früh, gegen 17 Uhr, bei 900 m, später bei 600 m und zuletzt, erst ab 18 Uhr, bei den Fernsammlerinnen. Sonst stimmen die Durchschnittskurven kaum besser überein als die der Einzelbienen.

Aus den Messungen eines Versuchs ist ein Tagesrhythmus also nicht zu erschließen. In einer letzten Art der Auswertung versuchte ich deshalb, durch noch *weitergreifende Zusammenfassung* die naturgemäß begrenzte Zahl der Tänze zu umgehen, um so vielleicht doch zu einem aufschlußreicheren Kurvenverlauf zu gelangen.

Die Zusammenfassung geschah in der Form, daß die Entfernungsangaben von mehreren ähnlichen (d. h. weitgehend ungestörten) Versuchen über alle Tage hinweg, aber gesondert nach Stunden summiert und gemittelt wurden. Dabei setzte ich nicht die absolute Höhe der Frequenz in Rechnung, sondern die Abweichung vom jeweiligen Tanzdurchschnitt:

$$\bar{\bar{\Delta}}_h = \frac{\sum_d n \cdot (\bar{f}_h - \bar{f}_d)}{N}.$$

Es bedeuten: $\bar{\bar{\Delta}}_h$ = durchschnittliche Abweichung des 1-stündigen Intervalls von der Norm, gemittelt über alle Tage, $\bar{f}_h$ = Durchschnitt einer Versuchsstunde, $\bar{f}_d$ = Tagesdurchschnitt, N = Gesamtzahl aller Werte im Zeitraum einer bestimmten Stunde, n = Umfang der Messungen während einer Stunde eines Versuchs.

Auf diese Weise konnten interdiurne Schwankungen eliminiert werden, die teils auftraten infolge veränderter Zusammensetzung der Sammlerschar, bzw. Zunahme des Flugalters der Tänzerinnen, oder aber bedingt waren durch unterschiedliche Einwirkung von Außenfaktoren, vor allem wechselnde Windrichtung. Der Jahresgang, ganz gleich welcher Ursache, war durch diese Normierung ausgeschaltet, und falls ein Tagesrhythmus vorhanden war, mußte er nun am ehesten in Erscheinung treten.

In Abb. 16 ist die Größe von $\bar{\bar{\Delta}}_h$ für die verschiedenen Tagesstunden wiedergegeben. Es handelt sich um die Zeit vom 27. August bis 5. September 1958, also um Messungen während einer warmen und heiteren Spätsommerlage ohne schroffen Wetterumsturz.

Aus der Darstellung geht zunächst hervor, daß das Tanztempo nicht gleichmäßig, sondern in bestimmten Stunden beschleunigt, in anderen verlangsamt ist. Berechnungen zeigten, daß sich die Schwankungen nicht rein zufällig, etwa durch die Zusammenfassung, ergaben, sondern daß die Kurve in den Hauptmaxima und -minima die Sicherheitsgrenze $P=0,0027$ überschreitet.

Während der ersten Flugzeit, die nach HERAN in die sog. „Orientierungsphase“ fällt, wurden die Meldungen nur selten gemessen und nicht ins Diagramm aufgenommen. Sie liegen in der Regel unter dem Tagesdurchschnitt. Darauf folgt, besonders deutlich bei den Nahsammlern, ein kurzer Abschnitt sehr hoher Frequenz. Nach verhältnismäßig langsamen Tänzen wird erst in allmählichem Anstieg der Nachmittagsgipfel erreicht, welcher in der genannten Jahreszeit zwischen 14 und

15 Uhr, bei 1250 m zwischen 15 und 16 Uhr zu beobachten war. Im anschließend abfallenden Ast der Kurve ist ein aufwärts gerichteter Knick zwischen 16 und 18 Uhr bemerkenswert (Sonnenuntergang gegen 19 Uhr). — Daß die Tanzfrequenz der 900 m-Bienen früher als die der anderen Gruppen unterdurchschnittliche Werte aufweist, dürfte auf die Schattenlage des Futterplatzes ab 15 Uhr und die in der Waldschneise relativ bald einsetzende Kühle, also auf ein spezifisches Lokalisierungsmerkmal zurückzuführen sein.

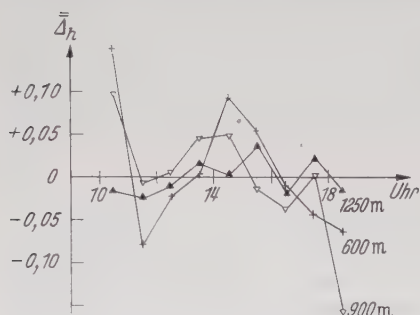


Abb. 16. Durchschnittliche Abweichung der Frequenz in den einzelnen Stunden vom Tagesmittel. Angaben in Schw./15 sec (+ bedeutet beschleunigte Tänze im Vergleich zum Mittelwert). Messungen August/September 1958 bei 3 Futterplatzentfernungen

Nimmt man ein prinzipiell gleichartiges Verhalten aller Sammelscharen an, so kann man eine Gesamtkurve ermitteln (Abb. 17. Zur leichteren Beurteilung sind im Abstand von $3s\bar{d}$ Parallelen zur Durchschnittsline eingezeichnet). Diese „allgemeine Reaktionsnorm“ bringt die geschilderten Phänomene noch einmal deutlich zum Ausdruck: Gesichert sind die Maxima zwischen 10 und 11 Uhr sowie am Nachmittag. Die Unterbrechung der abendlichen Frequenzabnahme ist hier ebenfalls noch zu erkennen, jedoch ist sie im Gesamtmittel nicht mehr signifikant.

Gegenüber den bisher betrachteten Versuchen sind die Verhältnisse bei einer zweiten Auswertungsserie etwas abgewandelt (Abb. 18). Es wurden wiederum Tage von vorwiegend Einstrahlungstypus ohne stärkere advektive Vorgänge ausgewählt: während der Messungen vom 11. bis 13., sowie am 18. und 19. Juli 1958 herrschte eine Schönwetterlage, die vor allem am 13. zu hochsommerlichen Temperaturen führte.

Übereinstimmend mit den Ergebnissen im August zeigen die Tänze zwischen 10 und 11 Uhr ein rasches, und gegen Abend ein langsames Tempo. Ganz stark betont tritt hier jedoch das späte Maximum zwischen 17 und 18 Uhr hervor, das im August nur wenig ausgeprägt war. Völlig abweichend schließlich ist das Kurvenbild in den Mittagsstunden, wo die Werte auffällig tief liegen.

Zwischen einem festen „Rahmen“, gekennzeichnet durch schnelle Tänze nach der Anfangsphase und durch eine abendliche Abnahme der Geschwindigkeit, schwankt offenbar die Frequenz jahreszeitlich nicht

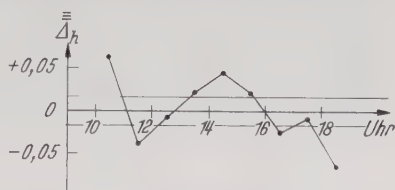


Abb. 17. Zusammenfassung der in Abb. 16 dargestellten Kurven

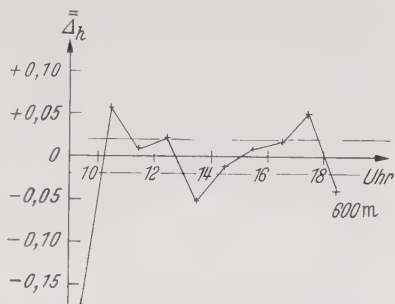


Abb. 18. Durchschnittliche Abweichung der Frequenz in den einzelnen Stunden vom Tagesmittel. Wie Abb. 16, jedoch Messungen von Juli 1958 (nur bei 600 m Flugweite)

nur in der absoluten Höhe, sondern auch im Tagesgang erheblich. Zwingt dieser unterschiedliche Verlauf zu einer sehr skeptischen Beurteilung des Resultats, so ist doch andererseits die Übereinstimmung aller Kurvenzüge im Anfangs- und Endteil bemerkenswert.

Sucht man eine *Beziehung* zwischen dem beschriebenen *Tagesgang der Entfernuungsweisung und dem der Außenfaktoren*, so wird von vornherein klar, daß die Reaktion der Bienen nicht einheitlich sein kann. Während nämlich die meteorologischen Größen eine 24 Stunden-Periodik aufweisen, die sich von Monat zu Monat nur graduell, aber nicht grundlegend ändert, bietet der Tanzverlauf im Juli, zumindest in der Mittagszeit, ein ganz anderes Bild als im August.

Die Kurven der Frequenz ähneln im August wenigstens teilweise denen von Wetterelementen, wie etwa der Temperatur oder der Sonnenstrahlung. Im Juli dagegen ist fast keine Korrelation vorhanden: auf die Zeit größter Hitze fällt eine Depression der Tanzgeschwindigkeit, und die Maxima divergieren weit. Für das rasche Tempo am Vormittag fehlt jede Erklärung auf der Basis des Verlaufs von Außenfaktoren. Auch die nochmalige Beschleunigung zwischen 17 und 18 Uhr, bzw. der Frequenzanstieg bis zu dieser Stunde ließ sich mit keinem der von mir registrierten Elemente in Zusammenhang bringen. Der Effekt war auch an Tagen mit Rückenwind beim Hinflug zu beobachten, konnte also nicht etwa durch abends abflauenden Gegenwind zustande gekommen sein.

Abschließend läßt sich sagen, daß eine so weitgehende Übereinstimmung zwischen Tänzern und Umweltfaktoren wie beim Jahresrhythmus aus den Tageskurven auch nach Zusammenfassung und Anwendung von Ausgleichsverfahren nicht zu erkennen ist. Der Tagesgang der Frequenz zeigt zahlreiche Merkmale, die bei den Wetterelementen nicht auftreten, und kann daher auch durch deren Einzelanalyse nicht endgültig geklärt werden.

Denkbar wäre, daß von mir nicht registrierte Größen hereinspielen, oder aber daß den Umwelteinflüssen eine endogene Aktivitätsperiodik der Bienen überlagert ist. Anhand des vorliegenden Materials ist eine Entscheidung nicht möglich, welche der beiden Alternativen zutrifft. Versuche mit einer Bienenrasse, die schon bei geringer Entfernung des Futterplatzes Schwänzeltänze zeigt, könnten im konstanten Milieu eines Bienenraums (vgl. RENNER 1955) zu einer Lösung des Problems führen.

IV. Der Einfluß einzelner Elemente auf die Tanzfrequenz

Bei den bisherigen Betrachtungen waren die Einflüsse der verschiedenen Außenfaktoren nicht oder nur annähernd zu trennen. Sie waren summarisch erfaßt worden, da die meteorologischen Elemente stets gleichzeitig wirkten und sich alle ständig änderten, so daß ein beobachteter Effekt nicht einem von ihnen sicher zugeordnet werden konnte.

Trotzdem ließen sich auf diese Weise einige bemerkenswerte Ergebnisse gewinnen.

Die eigentliche Deutung dieser Zusammenhänge und die Klärung der verbliebenen Unstimmigkeiten ist das Ziel der *Einzelanalyse*. Sie soll zeigen, worauf die Beziehung der Tänze zur Wetterphase, worauf der Jahres- und der Tagesrhythmus der Frequenz beruhen, soweit es sich dabei überhaupt um meteorotrope Erscheinungen handelt, was ja gerade im Fall des Tagesgangs nicht erwiesen ist. Mit Hilfe der Einzelanalyse versuchte ich festzustellen, welche Faktoren aus dem komplexen Wettergefüge wirksam sind, und welche als Ursache für die Schwankungen der Tanzgeschwindigkeit mit Sicherheit ausscheiden.

Ob und in welcher Weise die Bienen auf die Änderung eines Einzel-faktors reagieren, kann durch entsprechende Anordnung des Beobachtungsmaterials und durch statistische Methoden ermittelt werden. Ganz streng trifft der Begriff „Einzel“analyse nicht zu, denn die Zahl der Tänze kann nicht beliebig weit unterteilt werden, um Homogenität innerhalb einer Klasse zu erreichen. Doch waren die Messungen umfangreich genug, um alle wichtigeren Elemente zu berücksichtigen.

Auch für diese Art der Auswertung erwies sich die Methode der Simultanfütterung an verschiedenen Stellen als sehr vorteilhaft. Sie erhöhte die Objektivität der Beobachtung, da von vornherein auch auf die weniger augenfälligen, langsamen Tänze zu achten war. Sie erlaubte weiterhin einen Schluß auf Allgemeingültigkeit der Ergebnisse und bot schließlich die Möglichkeit, die Wirkung der Faktoren bei unterschiedlicher Expositionszeit zu prüfen (siehe vor allem im Abschnitt Außentemperatur).

1. Strahlung und Bewölkung

Eine Auflösung des Miteinanderwirkens der einzelnen meteorologischen Elemente beim komplexen Wettergeschehen in ein Nacheinander bei der Besprechung ist immer erzwungen und bringt schon Schwierigkeiten für die Reihenfolge der Darstellung. Der Bedeutung der Strahlung für den gesamten Witterungsablauf entsprechend, möchte ich die Untersuchung dieses Faktors voranstellen, obwohl sein Einfluß auf die Tänze höchstens gering ist.

Die Sonnenstrahlung ist ja die Haupttriebkraft des Wetters auf der Erde — sie liefert die Energie, durch deren Umsetzung die atmosphärischen Vorgänge gespeist werden. Die Intensität der Einstrahlung im bodennahen Bereich wechselt je nach Sonnenstand (d.h. Jahres- und Tageszeit) periodisch, und in Abhängigkeit von Bewölkung und Aerosolgehalt der Luft (Staub, Wasserdampf) mehr oder weniger unregelmäßig. Im Lauf meiner Versuche registrierte ich auf horizontaler Fläche Höchstwerte um 1,3, in Spitzen infolge Reflexion an Cumuluswolken bis zu 1,4 cal pro cm² und Minute. Damit ist die Globalstrahlung gemeint. Diese Größe setzte ich beim Vergleich mit den Tänzen in Rechnung.

Einige Wirkungen der Einstrahlung auf die Lebensäußerungen der Biene waren schon einleitend erwähnt worden. Beeinflußt die Sonnenstrahlung nun auch die Tanzfrequenz? Unter dieser Fragestellung beschritt ich zur Sicherheit verschiedene Wege der Auswertung.

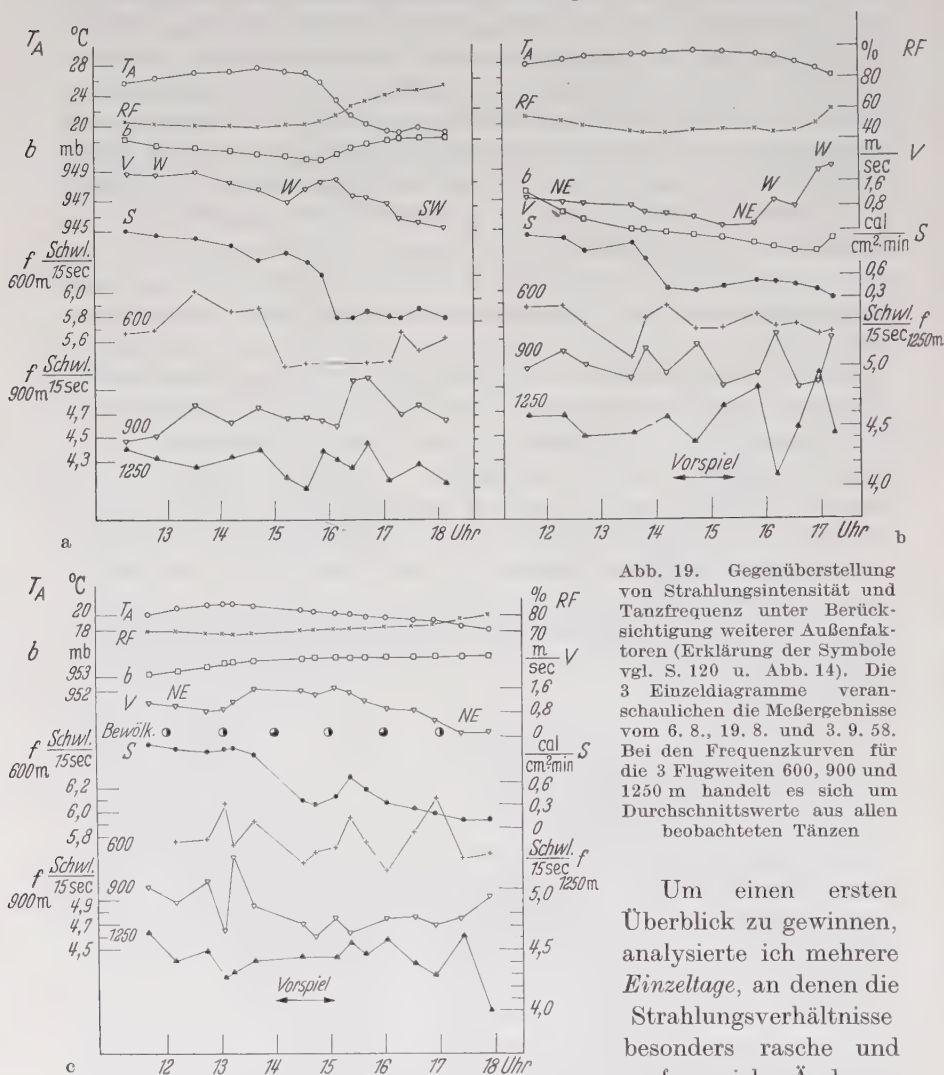


Abb. 19. Gegenüberstellung von Strahlungsintensität und Tanzfrequenz unter Berücksichtigung weiterer Außenfaktoren (Erklärung der Symbole vgl. S. 120 u. Abb. 14). Die 3 Einzeldiagramme veranschaulichen die Meßergebnisse vom 6. 8., 19. 8. und 3. 9. 58. Bei den Frequenzkurven für die 3 Flugweiten 600, 900 und 1250 m handelt es sich um Durchschnittswerte aus allen beobachteten Tänzen

Um einen ersten Überblick zu gewinnen, analysierte ich mehrere *Einzeltage*, an denen die Strahlungsverhältnisse besonders rasche und umfangreiche Änderungen erfahren.

Hier seien nur die einschlägigen Zeitabschnitte aus 3 Versuchen ohne detaillierten Kommentar graphisch wiedergegeben (Abb. 19).

Die Kurven sprechen für sich selbst: glaubt man, an einer Stelle eine Reaktion der Bienen fassen zu können, so zeigt oft eine andere

Gruppe von Sammlerinnen am selben Tag ein ganz abweichendes Verhalten, oder es läßt sich bei einem weiteren Versuch keinerlei Beziehung mehr zwischen Strahlung und Frequenz erkennen.

Am 6. August 1958 wird die normale nachmittägliche Strahlungsabnahme jäh unterbrochen durch ein aufziehendes *Gewitter*, dessen Wolkenfront die Intensität in einer halben Stunde rasch von 0,8 auf 0,1 cal/cm² · min absinken läßt. Im Gefolge registrieren die Instrumente einen Temperatursturz von 8° C und ein Auffrischen des Winds. Der Flug der Bienen wird jedoch auch durch einen kurzen Schauer kaum gestört. — Die 600 m-Sammlerinnen verlangsamen ihre Tänze schon ehe die Strahlung stärker abfällt. Später ist eine gewisse Beschleunigung zu bemerken, obwohl die Sonne nicht wieder zum Vorschein kommt. Bei 900 m zeigt sich keinerlei Reaktion auf die Verfinsterung — nicht einmal eine größere Unruhe im Kurvenverlauf. Dagegen steigt die Tanzgeschwindigkeit nachher relativ stark. Die Frequenz der Fernsammlerinnen weist eine kurze Depression auf, die vor Beginn der schroffen Strahlungsabnahme liegt und wohl nicht mit ihr in Zusammenhang steht.

Der 19. August ist ein hochsommerlich heißer, übersteigter Schönwettertag. Die plötzliche Strahlungsminderung ist Vorbote eines *Kaltfrontdurchgangs*, der mit Böen, Windumschlag und Druckanstieg gegen 17 Uhr erfolgt. Weder die Verdunklung noch der relativ starke Temperaturgang oder die unterschiedlichen Windverhältnisse spiegeln sich in der Tanzgeschwindigkeit. Die 900- und 1250 m-Kurven sind ungemein zackig, selbst dann, als sich der Wind fast gelegt hat und die Sonne noch, bzw. wieder scheint. Doch ist auch dies kein allgemeines Merkmal, denn die Frequenz der Nahsammler pendelt währenddessen nur wenig um ein Mittel von 5,7 Schw./15 sec. — Das Vorspiel, das zur Zeit geringster Luftbewegung stattfand, äußert sich trotz der großen Erregung des Volks nicht in den durchschnittlichen Tanzwerten.

Der 3. September 1958, ein heiterer Herbsttag, ist charakterisiert durch zeitweise hohe Windgeschwindigkeit und plötzlich sich verdichtende *Bewölkung*, die sich später größtenteils wieder auflöst. In der Frequenz der 600- und 900 m-Bienen ist ein deutlicher Abfall parallel zur Strahlung zu erkennen. Bei 1250 m sind dagegen trotz genügender Zahl von Messungen keinerlei Anzeichen eines langsameren Tempos vorhanden. Die anschließende Aufheiterung kommt nur noch in der 600 m-Kurve zum Ausdruck, und auch hier sind Zweifel am Zusammenhang mit der Strahlung berechtigt, da 1 Std später ohne ersichtlichen Grund eine noch höhere Frequenz erreicht wird.

Die obigen Betrachtungsweise hat einen wesentlichen Vorteil: innerhalb eines Tages wechselt die Zusammensetzung der Bienenschar nicht. Individuelle Unterschiede und auch Alterserscheinungen fallen daher kaum ins Gewicht. Nachteilig ist jedoch, daß sich mit der Strahlung meist auch andere Elemente mehr oder weniger stark ändern, so daß eine Reaktion nicht zwingend auf Intensitätsschwankungen zurückgeführt werden kann, auch wenn diese besonders schroff sind.

Ich suchte daher nach einem *Tag mit möglichst geringen sonstigen Wetteränderungen*. Am 18. Juli 1958 war diese Voraussetzung weitgehend erfüllt (Tabelle 9).

Während alle Umweltfaktoren im betrachteten Zeitraum nahezu konstant sind, fällt die Strahlung zwischen 12 und 17 Uhr von 1,3 auf 0,5 cal/cm² · min. Das Tanztempo zeigt keinen entsprechenden Gang.

Tabelle 9. *Außenfaktoren und Tanzfrequenz am 18. Juli 1958*

Klasse Nr.	Uhr- zeit	Wind: Stärke m/sec Richt.	<i>b</i> Torr	<i>RF</i> %	<i>T_A</i> °C	<i>T_I</i> °C	Strah- lung cal/cm ² je min %	$\bar{f}_{600}$ Schwl./ 15 sec (<i>n</i>)	$\bar{f}_{900}$ Schwl./ 15 sec (<i>n</i>)
3	12	0,9 NE	962	50	21	31	1,3 (100)	5,29 (12)	4,81 (16)
4	13	1,0 NE	962	50	21	31	1,3 (100)	5,10 (14)	4,91 (13)
5	14	0,9 NE	962	50	21	32	1,2 (100)	5,25 (11)	4,95 (6)
8	15	1,0 NE	962	50	21	32	1,0 (95)	5,29 (17)	4,77 (15)
9	15	1,1 NE	962	50	21	31	0,9 (100)	5,30 (12)	4,81 (14)
10	16	1,0 NE	962	50	21	31	0,7 (95)	5,21 (8)	4,77 (12)
11	16	1,0 NE	962	50	21	31	0,5 (80)	5,33 (3)	4,73 (4)
12	17	1,0 NE	962	50	21	31	0,5 (100)	5,30 (4)	4,76 (4)

Bei maximaler Einstrahlung treten dieselben Frequenzen auf wie bei tiefem Sonnenstand. Unsystematische Schwankungen ohne ersichtliche Ursache herrschen vor. Dabei irritiert vor allem das unterschiedliche Verhalten der beiden Fluggruppen: Die Nahsammler tanzen um 13 Uhr langsam, gegen 16 Uhr schnell, die 900 m-Bienen gegen 14 Uhr schnell und abends mit geringerer Geschwindigkeit. Weiterhin stören die Abweichungen der Frequenz zwischen Klasse 3 und 4, in denen auch die Strahlung nicht variiert.

Das soll noch an einer umfangreicheren Meßreihe (durch *Vergleich mehrerer Tage*) demonstriert werden (Tabelle 10).

Tabelle 10. *Vergleich mehrerer Tage mit annähernd einheitlicher Wetterkonstellation während der angegebenen Zeit*

Tag	Uhr- zeit	Wind: Stärke m/sec Richt.	<i>b</i> Torr	<i>RF</i> %	<i>T_A</i> °C	<i>T_I</i> °C	Strah- lung cal/cm ² je min %	$\bar{f}_{600}$ Schwl./ 15 sec	<i>n</i>
5. 8. 58	13	0,8 NE	958	50	24	32	1,1 (95)	6,03	13
18. 8. 58	12	0,9 NE	952	60	24	32	1,0 (80)	5,68	10
28. 8. 58	12	1,3 NE	956	50	24	32	1,1 (95)	5,75	19
1. 9. 58	14	1,3 NE	950	50	24	31	1,0 (95)	5,94	9
5. 9. 58	12	1,3 NE	961	50	24	32	1,1 (95)	6,02	11

Die Temperatur-, Feuchte- und Windverhältnisse sind in 2 Gruppen wieder nahezu identisch — zusätzlich wurde auf gleiche Einstrahlung geachtet. Trotz dieser Konstanz findet man Differenzen in der Entfernungsweisung. Mittels *t*-Test ergeben sich *P*-Werte bis unter 0,01. Die Unterschiede zwischen den einzelnen Abschnitten mit übereinstimmender Faktorenkombination sind umfangreicher oder liegen zumindest in der gleichen Größenordnung wie die zwischen den Mittelwerten bei abweichenden Strahlungsbedingungen, z. B. am 18. Juli. Das spricht gegen einen Strahlungseinfluß.

Zum selben Ergebnis kam ich noch auf anderem Weg. Faßt man alle vorhandenen Messungen klassenweise zusammen, so kann man eine *Gesamtanalyse* durchführen. Aus dem für die Temperaturen von 14 bis 29° C und eine Strahlung von 0—1,3 cal/cm²·min angelegten Kombinationsfeld sei hier nur ein Ausschnitt wiedergegeben, der für das Gesamtbild typisch ist (Tabelle 11 und 12).

Tabelle 11. Übersicht über die Tanzfrequenz bei verschiedener Globalstrahlung

Wind: NE, 0,2—1,2 m/sec. Relative Feuchte: 50—60%. Stocktemperatur: 29—32° C. Versuchsjahr 1958, Parkvolk, Futterplatz 600 m.

T_A (°C)	S (cal/cm ² ·min)														$\bar{f}_{\cdot k}$ (N_k)
	0	0,1	0,2	0,3	0,4	0,5	0,6	0,7	0,8	0,9	1,0	1,1	1,2	1,3	
21	5,90 (2)	5,71 (11)	5,56 (16)	5,72 (13)	5,63 (15)	5,38 (29)	5,52 (10)	5,33 (16)	5,44 (5)	5,59 (23)	5,61 (60)	5,46 (14)	5,31 (14)	5,27 (34)	5,50 (262)
22	— (—)	5,89 (12)	5,61 (21)	5,61 (7)	5,59 (16)	5,71 (49)	5,92 (2)	5,69 (5)	5,71 (6)	6,03 (13)	5,80 (35)	5,87 (18)	5,20 (7)	5,80 (26)	5,74 (217)
23	5,75 (3)	6,23 (4)	5,83 (6)	5,91 (8)	5,55 (12)	5,54 (8)	5,69 (6)	5,73 (7)	5,84 (28)	5,72 (40)	5,80 (39)	5,91 (26)	6,10 (9)	— (—)	5,80 (196)
24	— (—)	5,84 (8)	6,03 (12)	5,70 (16)	5,78 (9)	5,74 (14)	5,53 (10)	5,75 (6)	5,90 (13)	5,84 (13)	5,89 (22)	5,83 (56)	6,00 (10)	— (—)	5,82 (189)
25	— (—)	5,84 (10)	5,58 (13)	— (—)	6,08 (6)	5,87 (5)	5,49 (15)	5,62 (6)	5,37 (7)	5,87 (13)	5,95 (19)	5,96 (25)	5,59 (13)	— (—)	5,77 (132)

Tabelle 12. Übersicht über die Tanzfrequenz bei verschiedener Globalstrahlung

Wind: NE, 0,2—1,2 m/sec. Relative Feuchte: 50—60%. Stocktemperatur: 29—32° C. Versuchsjahr 1958, Parkvolk, Futterplatz 900 m.

T_A (°C)	S (cal/cm ² ·min)														$\bar{f}_{\cdot k}$ (N_k)
	0	0,1	0,2	0,3	0,4	0,5	0,6	0,7	0,8	0,9	1,0	1,1	1,2	1,3	
21	— (—)	4,70 (5)	4,89 (14)	4,87 (15)	4,69 (13)	4,71 (27)	4,73 (23)	4,71 (24)	4,85 (11)	4,82 (19)	4,87 (37)	4,79 (24)	4,91 (9)	4,85 (29)	4,80 (250)
22	— (—)	4,87 (18)	4,87 (1)	4,96 (10)	— (—)	4,92 (6)	4,94 (1)	— (—)	5,00 (12)	4,75 (16)	4,89 (35)	4,81 (22)	4,77 (6)	— (—)	4,87 (127)
23	4,84 (14)	4,88 (9)	4,82 (12)	4,80 (10)	4,82 (4)	4,87 (12)	4,97 (6)	4,87 (7)	4,81 (6)	4,96 (16)	4,93 (36)	4,83 (28)	4,83 (17)	4,88 (32)	4,88 (209)
24	— (—)	4,86 (13)	5,04 (13)	4,86 (18)	4,83 (14)	4,84 (21)	4,81 (13)	4,85 (19)	4,99 (26)	4,94 (15)	4,92 (23)	5,00 (88)	4,94 (14)	— (—)	4,93 (277)
25	5,00 (10)	4,98 (22)	4,90 (16)	— (—)	4,95 (12)	4,94 (7)	4,85 (31)	4,91 (7)	4,73 (22)	4,77 (27)	4,98 (15)	4,95 (53)	4,72 (18)	— (—)	4,88 (240)

Ein Blick auf die Zahlen lehrt, daß selbst in Fällen, wo die Sonnenstrahlung durch Dunst oder Bewölkung auf $\frac{1}{5}$ des maximal erreichten Wertes herabgesetzt ist, die Tänze nicht von denen an klaren Tagen abweichen. Aber auch in waagrechter Richtung, in der sich die Flugbedingungen im wesentlichen nur durch die absolute Strahlungsintensität unterscheiden, läßt sich keine progressive Reihe des Tanztempos, kein Zusammenhang erkennen.

Anhand dieser Aufstellung führte ich nochmals eine Varianzanalyse in der auf S. 23 (3.) geschilderten Weise durch. Für die Differenzen zwischen den Zeilenmitteln ergab sich ein F von 1,02. Bei einer Überschreitungswahrscheinlichkeit von 5% wäre mindestens ein Wert von 1,62 erforderlich. Es ist also keine Inhomogenität des Materials vorhanden. Auch durch Zufall können Abweichungen in diesem Ausmaß auftreten.

Die große Zahl der angeführten Beispiele vermittelt wohl ein eindrucksvolles Bild davon, wie wenig die Entfernungsweisung durch den Strahlungskomplex beeinflusst wird. Es lassen sich anhand der vorliegenden Messungen keine Unterschiede erfassen, die über zufällige Schwankungen hinausreichen. Dabei wurden mit den verschiedensten Auswertungsmethoden sowohl Klassen mit hoher wie mit tiefer Lufttemperatur, Rückenwind wie Gegenwind, und großen sowie kleinen Flugweiten untersucht. Weder absolute Strahlungsintensität noch relative Schwächung zeigen irgendeine Beziehung zur Tanzfrequenz. Nach eingehender Prüfung glaube ich sagen zu dürfen, daß auch der negative Befund gesichert ist: *Die Entfernungsweisung der Bienen steht in keiner direkten Abhängigkeit von der Sonnenstrahlung.*

Von dieser Feststellung zu trennen sind andere Bereiche des Tanzverhaltens, wie z. B. die Richtungsweisung oder auch die Tanzfreudigkeit, für die Sonnenschein und Bewölkung zweifellos von großer Bedeutung sind.

2. Der Temperaturkomplex

Meine Analyse des Temperatureinflusses auf die Entfernungsweisung möchte ich in 3 Abschnitte gliedern, entsprechend den 3 wichtigsten Angriffsmöglichkeiten dieses Faktors: 1. Die Lufttemperatur während des Sammelfluges, 2. die Temperatur der Zuckerlösung, und 3. die Temperatur über der Wabenfläche während des Tanzes. Für den thermischen Wirkungskomplex war diese Dreiteilung möglich, da Futter- und Stocktemperatur in gewissem Rahmen unabhängig von der Außentemperatur eingestellt werden konnten, also nicht unbedingt einen ähnlichen Stand wie diese aufwiesen.

a) **Die Außentemperatur.** Auf diese Größe, der ja auch die primäre Fragestellung meiner Arbeit galt, richtete ich mein Hauptaugenmerk.

Die Außentemperatur zeigt in unseren Breiten eine deutliche Jahresperiodik mit Maxima im Juli, sowie einen Tagesgang mit Höchstwerten im Normalfall gegen

14 Uhr. Der Temperaturverlauf ist also gegenüber der Insolation stets verzögert, hinkt infolge der Wärmekapazität der Erde und durch die begrenzte Geschwindigkeit der Austauschvorgänge dem Strahlungsrhythmus nach.

Außer den *zeitlichen* Schwankungen um das Jahres- bzw. Tagesmittel weist die Temperatur beträchtliche *räumliche* Unterschiede, auch über geringe Entfernungen hinweg auf. Zunächst besteht eine *vertikale* Temperaturschichtung, wobei — von Inversionen abgesehen — tagsüber im allgemeinen eine Abnahme mit der Höhe zu verzeichnen ist. Der Temperaturgradient ist gerade in den untersten Metern der Atmosphäre, durch die ja der Flugweg der Biene führt, besonders hoch. Weiterhin kann hier nur stichwortartig auf die mannigfachen Temperaturunterschiede in *horizontaler* Richtung hingewiesen werden. Durch die verschiedenen Absorptionsverhältnisse des Untergrunds, durch die Geländegestalt und durch den Einfluß des Pflanzenwuchses entsteht ein Mosaik von Kleinklimabereichen, die auch in die vorliegenden Untersuchungen *mithineinspielen*. Aber es war von vornherein klar, und methodisch nicht zu umgehen, daß die an 2 oder 3 Stellen registrierten Werte nur einen groben Einblick in die tatsächlichen Flugverhältnisse gestatten, bestenfalls einen Durchschnitt aus der komplizierten Temperaturschichtung ergeben, die die Biene antrifft.

Es ist noch kurz zu umreißen, in welchem Temperaturintervall Tänze überhaupt festgestellt werden. *Flug- und Tanzbereich* stimmen nahezu überein: eine obere Grenze ist in unserem Klima nicht vorhanden. Auch bei 35° C — das war der höchste Wert, der während meiner Versuche erreicht wurde — flogen die Bienen noch intensiv auf Tracht und warben Verstärkung an. Dagegen konnte ich unter 8° C am Futterplatz in 385 m Entfernung keine geregelte Sammeltätigkeit mehr beobachten. Bei 1250 m erschienen die letzten Bienen, wenn das Thermometer unter 11° sank. Die Verhältnisse sind also ähnlich abgestuft, wie es BOCH für die tägliche Beflugsdauer schildert, wobei letztere allerdings seltener durch die Temperatur, meist durch die Lichtverhältnisse eingeschränkt wird. — Tänze treten erst bei etwas höherer Luftwärme auf: Für die Nahsammler waren sie etwa bei 10°, für die 1250 m-Gruppe erst bei 12—13° so ausdauernd, daß ich 5 zügig durchlaufene Wendungen abstoppen und mit den übrigen Messungen vergleichen konnte. Tiefe Temperaturen führen also in bezug auf die Tanzlust zu noch ungünstigerer Beurteilung entlegener Trachtquellen. — Der Widerhall der Alarmierung im Stock war übrigens bei dieser Kälte so gering, und der Ausfall der Sammlerinnen so groß, daß ich stets ein rasches Ende meiner Dressur befürchten mußte.

Sehr kurze, aber richtungsweisende Tänze gezeichneter Bienen bemerkte ich gelegentlich bis herab zu einer Außentemperatur von etwa 5° C. Und zwar nicht nach einem Trachtflug, sondern offenbar angeregt durch das Öffnen des Stocks, sowie bei Innenfütterung. (Auch die dem Flugloch vorgesetzte Glasgalerie wird ja von den Bienen noch als Innenraum betrachtet.) Die Richtung zeigte annähernd zum früheren Futterplatz; ob auch die Entfernungsangabe dem entsprach, ließ sich jedoch anhand der wenigen und inexakten Schwänzellaufe nicht abstoppen.

Im Gegensatz zur Strahlung ergaben sich bei der Außentemperatur bereits vor der Einzelanalyse Hinweise auf eine Beziehung zur Tanzgeschwindigkeit. Die weitgehende Parallelität im Jahresrhythmus spricht für eine enge Bindung der Frequenz an die Temperatur. Deren Einfluß scheint so stark zu sein, daß er den aller anderen Faktoren überdeckt. So gelangt man schon durch *Anordnung der Einzelmessungen rein nach der Luftwärme*, also ohne Berücksichtigung weiterer Elemente, zu einem klaren und ausgeglichenen Bild. Die folgenden *Kurven*, die

unter Verwendung des gesamten Materials aufgestellt wurden, mögen dies veranschaulichen (Abb. 20 und 21). Über der jeweiligen Flugtemperatur ist die durchschnittliche Zahl der Schwänzelläufe pro Viertelminute als Maß für das Tanztempo aufgetragen.

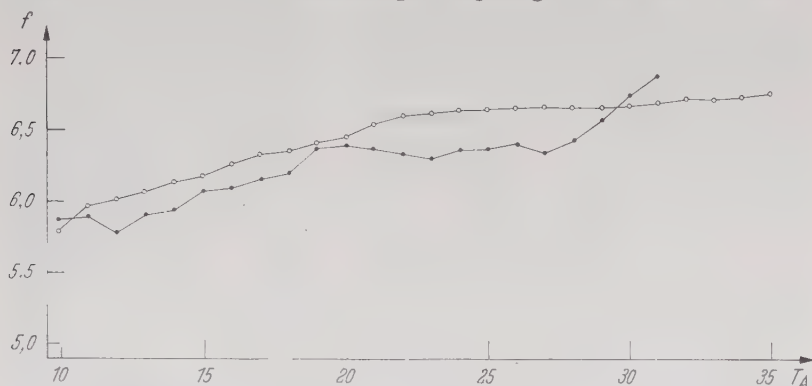


Abb. 20. Abhängigkeit der Tanzfrequenz f (Schw./15 sec) von der Außentemperatur T_A (°C). Entfernung Stock — Futterplatz 385 m, Versuchsjahre 1956 —●— (zusammen 1955 Tänze) und 1957 —○— (zusammen 9291 Tänze). Kurven über 3 Werte einmal geglättet

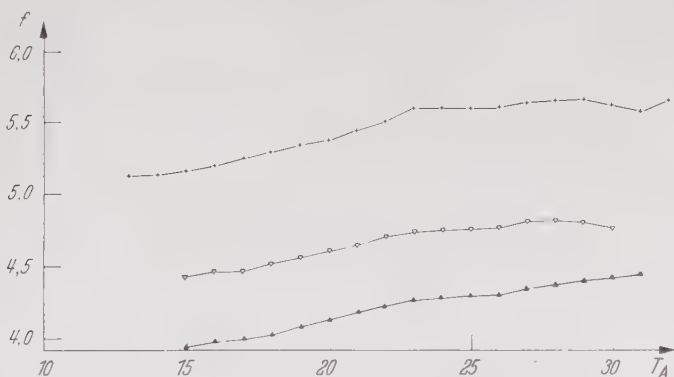


Abb. 21. Tanzfrequenz und Außentemperatur. Futterplatzentfernung 600 m —○— ($n = 4258$ Tänze), 900 m —●— ($n = 4639$ Tänze) und 1250 m —▲— ($n = 3831$ Tänze), Messungen im Versuchsjahr 1958. Kurven über 3 Werte einmal geglättet

Zunächst die im Stadtgebiet bei einer Entfernung zwischen Stock und Futterplatz von 385 m gewonnenen Daten! Es fällt auf, daß die Kurve von 1956 tiefer liegt als im folgenden Versuchsjahr. Die Mittelwerte $6,315 \pm 0,012$ ($n = 1955$) und $6,544 \pm 0,005$ ($n = 9291$) unterscheiden sich hochsignifikant. Das ist nicht verwunderlich, da es sich um 2 verschiedene Völker handelt. Wesentlich ist, daß sowohl 1956 wie 1957 bei warmem Wetter schneller getanzt wurde als nach einem Flug bei niedriger Außentemperatur. Der Anstieg der Frequenz erfolgt jedoch nicht gleichmäßig. Die Kurven verlaufen relativ steil im unteren

Temperaturbereich, dann sehr flach, um schließlich bei weiter zunehmender Temperatur noch einmal etwas stärker anzusteigen. Diese letzte Beschleunigung des Tanztempos war 1956 besonders ausgeprägt.

Besitzt nun der geschilderte Zusammenhang Allgemeingültigkeit, oder handelt es sich dabei nur um eine Eigenart der 2 Stadtvölker, eventuell hervorgerufen durch besondere örtliche Verhältnisse?

Die Antwort brachte das Versuchsjahr 1958 mit den Messungen im Forstenrieder Park (Abb. 21). Das Ergebnis der früheren Auswertungen wurde im wesentlichen bestätigt. Auch in veränderter Umgebung und bei anderen Flugweiten hat eine Steigerung der Luftwärme eine Erhöhung der Tanzgeschwindigkeit zur Folge. Wieder ist die Wirkung einer Temperaturschwankung im unteren Bereich am größten. Die mittlere Zone mit annähernder Frequenzkonstanz nimmt jedoch einen schmäleren Abschnitt ein als bei 385 m. Sie beginnt bei 23° und reicht bis etwa 26° C, während die Kurzstreckenflieger 1956 erst ab etwa 28° ein etwas schnelleres Tempo einschlugen. Gerade bei den höchsten Temperaturen besteht eine gewisse Unsicherheit im Kurvenverlauf: Nah- und Fernsammlerinnen reagieren auf weitere Erwärmung mit wachsender Tanzgeschwindigkeit; bei den 600- und 900 m-Bienen ist dagegen das Umgekehrte der Fall. Das Absinken der Frequenz zwischen 28 und 30° C überschreitet für 900 m mit $P=0,04\%$ die Warngrenze. Der relativ niedere Durchschnitt für 30° geht im wesentlichen auf den 16. Juli zurück, an dem trotz Mitwind außerordentlich langsam getanzt wurde. Überhaupt zeichnen sich ja — wie schon beim Jahresgang erwähnt — die in diesem Monat gewonnenen Messungen durch häufig herausfallende Werte aus. Der 16. Juli war ein sehr schwüler Tag mit stürmisch verlaufendem Kaltlufteinbruch und Wetterumsturz am Abend.

Im ganzen gesehen ist jedoch die Übereinstimmung der Kurven bemerkenswert. Daß die Frequenzunterschiede, die sich bei dieser Anordnung des Materials ergeben, reell und nicht nur zufälliger Art sind, erweist eine einfache, vollständige *Varianzanalyse*. Es resultiert für alle Strecken ein Grad der Sicherung, der in statistischen Tabellen überhaupt nicht mehr aufgeführt wird. So berechnete ich z. B. für 385 m (1957) ein F von 71,01, welches den erforderlichen Wert 2,25 (0,1%-Schwelle!) weit übertrifft.

Welcher Art diese Inhomogenität ist, läßt sich ja anhand der Diagramme klar erkennen. Doch kann die Beziehung zwischen Temperatur und Tanzgeschwindigkeit auch zahlenmäßig mittels t -Test und Korrelationsrechnung erfaßt werden. Auf das 2. Verfahren werde ich nach Berücksichtigung des Winds noch zurückkommen. Hier sei, als Beispiel, nur auf das Ergebnis des multiplen t -Tests bei 385 m näher eingegangen. Einerseits wurden die Differenzen zwischen den durchschnittlichen Frequenzen bei einer normalen Klassenbreite von 1° C überprüft. Als überzufällig erwiesen sich nur einige Abweichungen im Bereich des Steilanstiegs, nämlich zwischen 11 und 12 sowie 14 und 15°, und von 17° aufwärts bis 22° C. Das war bei der beträchtlichen Schwankungsbreite der Tänze nicht anders zu erwarten.

Testet man jedoch Gruppen von 3⁰ Umfang (Tabelle 14), so ist die statistische Sicherheit der Unterschiede außerordentlich hoch. Lediglich der Übergang von Klasse „26“ zu „29“ hat keine nachweisliche Reaktion der Bienen zur Folge. Ganz entsprechend sind die Verhältnisse bei den anderen Entfernungen.

Tabelle 14. *P-Werte für die Unterschiede in der Tanzgeschwindigkeit bei Gruppierung des Materials nach der Außentemperatur*
Futterplatz 385 m, 1957.

Klassenmitte (°C)	11	14	17	20	23	26	29	32
Frequenzuntersch. (Schwl./15 sec)		0,17	0,19	0,12	0,17	0,03	0	0,07
Zahl der Freiheits- grade		975	1778	2516	4329	4141	2162	1406
Sicherheits- schwelle <i>P</i> . .		< 0,0002	< 0,0002	< 0,0002	< 0,0002	0,02	—	0,03

Ein solch hoher Grad der Sicherung war nur durch sehr zahlreiche Messungen zu erzielen. Denn die Änderungen des Tanztempos mit der Temperatur sind, gegenüber der auf andere Ursachen zurückzuführenden Variabilität, relativ gering. Auch gemessen am Absolutbetrag der Frequenz sind sie klein. Das kommt in den *Q*₁₀-Werten zum Ausdruck.

Für biologische Vorgänge liegt dieser Koeffizient ja häufig zwischen 2 und 3, d. h. eine Temperatursteigerung um 10° C bewirkt zumindest eine Verdopplung des gemessenen Leistungswertes. Im Vergleich dazu sind die Temperaturkoeffizienten, die sich aus meinen Tanzdaten ergeben, erstaunlich niedrig. Sie betragen im Höchstfall 1,15, wenn man die aus einer Differenz von jeweils 4° C interpolierten Zahlen durchmustert (Tabelle 15). Für eine größere Spanne, z. B. 10°, erreicht *Q*₁₀ maximal den Wert 1,10. Aus der Übersicht geht noch ein weiteres Merkmal des Temperatureinflusses auf die Tänze hervor. Geht man bei der Berechnung von den durchschnittlichen Geschwindigkeiten unter 22° (1956: 20°) aus, so resultieren, entsprechend den dort größeren Differenzen, höhere *Q*₁₀-Werte als bei wärmerer Umgebung. Lag die Frequenzsteigerung bis 22° bei etwa 10% für 10° Temperaturzunahme, so beträgt sie oberhalb dieser Grenze im Mittel nur noch 3%. — Diese

Tabelle 15. *Temperaturkoeffizienten *Q*₁₀ der Tanzfrequenz*

Ent- fernung m	Versuchs- jahr	<i>Q</i> ₁₀ berechnet aus									
		12 bis 16°	14 bis 18°	16 bis 20°	18 bis 22°	20 bis 24°	22 bis 26°	24 bis 28°	26 bis 30°	28 bis 32°	30 bis 34°
385	1956	1,14	1,11	1,12	1,06	1,00	1,02	1,02	1,15	—	
385	1957	1,11	1,09	1,08	1,10	1,08	1,02	1,01	1,00	1,03	1,02
600	1958	—	1,08	1,09	1,10	1,11	1,05	1,03	1,01	—	
900	1958	—		1,08	1,11	1,08	1,03	1,04	0,99	—	
1250	1958	—		1,10	1,13	1,10	1,05	1,05	1,07	—	

Tatsache wurde ja schon an der graphischen Darstellung in Form eines Knicks zwischen dem Bereich steileren und flacheren Anstiegs der Beziehungslinie festgestellt.

Tabelle 16. *Thermische Aktivierungsenergie für die Tanzfrequenz*

Entfernung m	Versuchsjahr	μ berechnet aus									
		12 bis 16°	14 bis 18°	16 bis 20°	18 bis 22°	20 bis 24°	22 bis 26°	24 bis 28°	26 bis 30°	28 bis 32°	30 bis 34°
385	1957	1670	1390	1250	1650	1260	320	80	70	450	410

In ähnlicher Weise wie Q_{10} wird häufig auch die *thermische Aktivierungsenergie* μ zur Kennzeichnung temperaturabhängiger Prozesse benützt. Dadurch lassen sich gelegentlich konstante Werte über ein größeres Temperaturintervall hinweg erreichen. Das war beim vorliegenden Material aber nicht der Fall (Tabelle 16).

Wie das Beispiel der Nahsammlerinnen lehrt, ist μ ebenfalls variabel, wenn sich auch deutlich 2 Bereiche abzeichnen, innerhalb derer die Änderungen geringer sind. Der Gegensatz zwischen Temperaturen unter und über 22° kommt hier fast noch klarer zum Vorschein als bei Q_{10} .

Die Beschleunigung oder Verlangsamung der Tänze, die auf die Temperatur zurückzuführen ist, erscheint in vieler Hinsicht gering. Doch zeigt eine Umrechnung auf die Entfernung, die den Angaben bei „normaler“ Luftwärme entsprechen würde, wie stark sich auch kleine Schwankungen auswirken können, etwa in Form einer Fehlleitung der ausschwärmenden Neulinge, falls die geänderte Frequenz von diesen nicht irgendwie „verrechnet“ wird. Es ergeben sich nämlich ganz beachtliche Abweichungen, bis rund 25% der tatsächlichen Flugweite. Die Entfernungäquivalente (bei etwa 20°) für die Tanzgeschwindigkeiten bei 15 und 25° sind in Tabelle 17 zusammengestellt. Dort finden sich auch weitere biometrische Größen, wie z. B. die nach meinen Daten ermittelten Gesamtdurchschnitte.

Anhand dieser und der folgenden Übersicht (Tabelle 18, S. 59) möchte ich auf ein Problem eingehen, das mit der Grund für die Durchführung der Simultanfütterungen im Versuchsjahr 1958 war.

Aus dem bisherigen ging die prinzipielle Übereinstimmung zwischen allen Sammelgruppen klar hervor. Das ist zugleich ein Hinweis, daß tatsächlich exogene Faktoren an der Höhe der Frequenz beteiligt sind. Bienen, die zur selben Zeit demselben Wechsel der Außenbedingungen unterworfen sind, lassen in ihren Tänzen die gleichen Änderungen erkennen. Aber bei gestaffelter *Futterplatzdistanz* sind die Sammlerinnen ja verschieden lang den herrschenden Wetterverhältnissen ausgesetzt. So wäre, trotz im ganzen gleichsinniger Reaktion, eine unterschiedliche *Stärke der Beeinflussung* denkbar.

Tabelle 17

Vergleich der Entfernungsangaben bei unterschiedlicher Temperatur und Flugweite $\bar{f}$ -, φ - und s -Werte in Schwl./15 sec.
 d_1 : der Frequenz entsprechende Entfernung in m, entnommen der Kurve von v. FRISCH (1948).
 d_2 : der Frequenz entsprechende Entfernung in m, berechnet nach Angaben von HALDANE u. SPURWAY (1954).
 Δ 15/25 rel.: Relativwert, bezogen auf φ bzw. wahre Entfernung.

Wahre Entf. (Vers.-jahr)		Mittelwerte mit/ohne Berücksichtigung von n ($\bar{f}/\varphi$)	$T_A = 15^\circ$	$T_A = 25^\circ$	Δ 15/25 abs.	Δ 15/25 rel.
385 m (1957)	$\bar{f} \pm s_{\bar{f}}$	6,54/6,45 $\pm < 0,01$	6,19 $\pm 0,02$	6,67 $\pm 0,02$	0,48 $\pm 0,03$	0,07
	n	9291	327	660		
	d_1	360/380	420	340	80	0,21
	d_2	375/394	447	355	92	0,24
600 m (1958)	$\bar{f} \pm s_{\bar{f}}$	5,61/5,54 $\pm < 0,01$	5,26 $\pm 0,05$	5,72 $\pm 0,02$	0,46 $\pm 0,06$	0,08
	n	4258	68	417		
	d_1	570/600	700	540	160	0,27
	d_2	590/610	700	560	140	0,23
900 m (1958)	$\bar{f} \pm s_{\bar{f}}$	4,80/4,74 $\pm < 0,01$	4,52 $\pm 0,18$	4,85 $\pm 0,01$	0,33 $\pm 0,15$	0,07
	n	4639	3	638		
	d_1	840/860	970	810	160	0,18
	d_2	870/900	1000	850	150	0,17
1250 m (1958)	$\bar{f} \pm s_{\bar{f}}$	4,31/4,27 $\pm < 0,01$	4,05 $\pm 0,04$	4,38 $\pm 0,01$	0,33 $\pm 0,14$	0,08
	n	3831	4	475		
	d_1	1180/1200	1350	1100	250	0,20
	d_2	1110/1130	1260	1070	190	0,15

Tabelle 18. Schwankungen der Tanzfrequenz bei einer Änderung der Außentemperatur um 10° C

Entfernung m	Versuchsjahr	$\Delta \bar{f}$ (Schwl./15 sec) für					
		15/25°	16/26°	17/27°	18/28°	19/29°	20/30°
385	1957	0,48	0,39	0,32	0,30	0,24	0,21
600	1958	0,46	0,43	0,40	0,38	0,33	0,26
900	1958	0,33	0,30	0,34	0,30	0,25	0,15
1250	1958	0,33	0,33	0,35	0,35	0,33	0,30

s_{Δ} beträgt, mit Ausnahme einiger Werte in Spalte 15°/25°, maximal $\pm 0,05$.

Die Messungen im Forstenrieder Park bieten die Möglichkeit, diese Frage zu prüfen. Das Bild, das sich ergibt, ist leider nicht einheitlich, sondern wechselt je nach dem Temperaturintervall, das man gewählt hat.

Betrachtet man nur den Anstieg der Tanzgeschwindigkeit zwischen 15 und 25°, so wird der Eindruck erweckt, daß die Differenzen bei nahen Entfernungen absolut größer sind (Tabelle 17, und Tabelle 18 links). Dies wird aber durch die übrigen Zahlen nicht gestützt. Sieht man von dem — aus bereits genannten Gründen — herausfallenden Wert für 900 m ab, so stehen z. B. die Unterschiede zwischen den Frequenzen bei 20 bzw. 30° geradezu in einer umgekehrten Beziehung zueinander:

die Tanzbeschleunigung ist bei 1250 m am stärksten (Tabelle 18, rechts). Schon die 1250 m-Kurve war ja durch die vergleichsweise hohe Steigung im oberen Temperaturbereich aufgefallen. — Die mittleren Spalten der Tabelle schließlich überzeugen keineswegs davon, daß die Anwachsrate der Frequenz bei irgendeiner Flugweite absolut größer oder kleiner wäre, wie das in den randlichen Kolonnen den Anschein hat.

Durch *t*-Test erweisen sich die Unterschiede zwischen den Sammelgruppen nur in 2 Fällen als schwach signifikant (600/900 m für 16/26°: $P=0,01$; 385/600 m für 17/27°: $P=0,05$). Die Streuungszerlegung zeigt, daß zwar zwischen den *Spalten* der Tabelle 18 echte Differenzen vorhanden sind — im Sinn einer schwächeren Zunahme der Frequenz bei hoher Luftwärme — nicht aber zwischen den *Zeilen*, also den zum Futterplatz zurückgelegten Entfernungen.

Man darf somit annehmen, daß die *absolute Änderung der Tanzgeschwindigkeit mit der Temperatur für alle Flugstrecken gleich* ist, auch wenn dies zahlenmäßig nicht immer klar zum Ausdruck kommt. Im Rahmen der von mir beobachteten Flugzeiten zwischen 3 und etwa 30 min ist es ohne Bedeutung, ob der Faktor kürzer oder länger einwirkt: Die Frequenz steigt unabhängig vom Abstand der Futterquelle um durchschnittlich 0,3–0,4 Schwl./15 sec pro 10° Temperaturzunahme im mittleren Bereich. Die Schwankungen um diesen Wert sind meist unsystematisch und zufälliger Art. Eine Berücksichtigung des Winds ändert an dem Ergebnis nichts.

Schon 1954 hatten HALDANE und SPURWAY, ausgehend von den Messungen v. FRISCHS, eine Exponentialgleichung aufgestellt, die die gesetzmäßige Änderung des Tanztempos mit der Entfernung einfach und mit hinreichender Genauigkeit wiedergibt. Auch BOCH (1957) schloß sich dieser Art der Darstellung an. Eine solche Formulierung bringt zwar die eigentliche Kenntnis über die Grundlagen der Entfernungsweise und den Wirkungsmechanismus exogener Faktoren nicht weiter; doch hat sie ein gewisses praktisches Interesse, z. B. um festzustellen, ob eine gemessene Frequenz nach Fütterungsbeginn bereits der Norm entspricht. Aus diesem Grund fand ich es nützlich, auch meine Daten *mathematisch zu erfassen*, und versuchte, durch Einbeziehung der Temperaturresultate eine Präzisierung der Angaben HALDANES und SPURWAYS zu erreichen. [Da ich im Rahmen meiner Arbeit Flugzeit und -geschwindigkeit der Bienen nicht im einzelnen ermitteln konnte, war es nicht möglich, die Ergebnisse auch einer Formulierung HERANS (1956) gegenüberzustellen, welche auf der Kenntnis jener Größen basiert.]

Der Zusammenhang zwischen Tanzfrequenz f und Distanz des Futterplatzes d läßt sich für nicht zu lange Flugstrecken in guter Näherung durch die Gleichung

$$f = u \cdot \log d + v$$

beschreiben. In einfach logarithmischer Darstellung ergibt die Funktion eine Gerade mit der Steigung u . Nach dem vorliegenden Material (Mes-

sungen zwischen 385 und 1250 m) erhalten die Parameter u und v bei konstanter Temperatur folgende Werte (s. Tabelle 19).

Wie schon oben ausgeführt, hat eine Zunahme der Luftwärme bei allen geprüften Flugweiten eine annähernd gleichmäßige Erhöhung der Frequenz zur Folge. Daher nimmt die Temperatur in erster Linie Einfluß auf das Freiglied v , während die Konstante u nicht oder nur geringfügig variiert. Dem entspricht im graphischen Bild eine Schar von Kurven, die durch Parallelverschiebung in Richtung der f -Achse ohne Änderung der Steigung auseinander hervorgehen.

Die auf diese Weise für eine vorgegebene Temperaturstufe errechneten Tanzgeschwindigkeiten zeigen gegenüber den empirisch gewonnenen nur geringe Unterschiede.

Tabelle 19. *Parameter der Beziehungsgleichung zwischen Tanzgeschwindigkeit und Entfernung*

	u	v
Für eine T_A von		
13° C	−4,40	+ 17,20
17° C	−4,42	+ 17,76
20° C	−4,42	+ 17,89
27° C	−4,38	+ 17,99

Lediglich bei weitem Abstand des Futterplatzes liegen die beobachteten Daten höher als die berechneten. Daher verläuft die Ausgleichsgerade steiler, die Werte für $-u$ sind größer, wenn nur die Messungen bis 900 m berücksichtigt werden. Für 20° z. B. ist zu setzen $u = -4,80$ (statt $-4,42$) und $v = 18,88$ (statt 17,89). Durch Umformung erhält man $f = 4,80 (3,93 - \log d)$, in sehr guter Übereinstimmung mit der von HALDANE und SPURWAY gefundenen Gleichung $f = 4,76 (3,95 - \log d)$. Diese gilt also streng genommen für Entfernungen bis 900 m nur zwischen 20 und 22° C. Für längere Strecken liefert sie Werte, die bloß noch bei sehr kalter Witterung oder überhaupt nicht mehr vorkommen. — Vergleicht man andererseits die Lage der Durchschnittslinie v. FRISCHS (1948) mit meiner unter Berücksichtigung der Temperatur gewonnenen Kurvenschar, so ergibt sich für jene ein Geltungsbereich von etwa 19–20°¹.

In welcher Weise läßt sich nun der Einfluß der Außentemperatur mit in die angegebene Grundgleichung aufnehmen? Das Anwachsen des Parameters v mit steigender Luftwärme erfolgt offensichtlich nicht linear (Tabelle 19). Legt man der Abhängigkeit f/T_A versuchsweise eine positiv logarithmische Beziehung zugrunde, so ergeben sich — wegen der im Vergleich zum Gesamttempo kleinen Schwankungen — brauchbare Resultate erst, wenn von T der Wert T_0 (etwa 12° C) und entsprechend von f der Betrag f_0 (die Frequenz an der unteren Tanzgrenze) abgezogen werden:

$$f - f_0 = w \cdot \log (T - T_0).$$

Letztlich wird dann

$$f - u \cdot \log d + v_0 + w \cdot \log (T - T_0).$$

¹ Dies muß jedoch nicht die ursprüngliche Versuchstemperatur oder ein Mittelwert derselben gewesen sein: schon relativ wenige Beobachtungen bei kaltem Wetter halten einer langen Meßreihe bei Hitze die Waage!

Der Parameter v wurde also aufgespalten in eine Konstante v_0 (nach meinem Material: 17,2) und ein temperaturabhängiges Korrekturglied $w \cdot \log (T - T_0)$. Darin hat der Koeffizient w den Wert 0,7; T_0 ist 12° C. Für u ist wieder 4,4 einzusetzen.

Zu ähnlichen Ergebnissen wie mit

$$f = -4,4 \log d + 17,2 + 0,7 \log (T - 12) \quad (1)$$

kommt man mit

$$f = -4,3 \log d + 17,0 + 0,6 \log (T - 12) \quad (2)$$

Wie Tabelle 20 an einigen Beispielen zeigt, gestatten die angegebenen Gleichungen zwischen 13 und 33° C eine gegenüber HALDANE und SPURWAY schärfere Berechnung der Tanzgeschwindigkeit. Abweichungen über 0,2 Schwl./15 sec von den empirischen Mittelwerten treten kaum auf, während dies bei HALDANE und SPURWAY für sehr hohe und tiefe Temperaturen häufig der Fall ist. Die Nachteile einer Exponentialfunktion haften ihnen jedoch ebenfalls an: Schnitt mit der Abszisse im Endlichen, d. h. Tanztempo Null bei einem Abstand des Ziels von etwa 12 km, und zu niedrige Resultate für große Flugstrecken. Doch lassen sich mit Hilfe der genannten Formeln ohne weiteres auch die von mir nicht direkt geprüften Entfernungen zwischen 385 und 1250 m erschließen.

Nach Abschluß dieser Arbeit haben K. v. FRISCH u. O. KRATKY eine Interpretation der Entfernungsmeldungen veröffentlicht, die nicht wie alle bisherigen Versuche rein formal ist, sondern von einer einleuchtenden biologischen Grundlage ausgeht. Den Berechnungen liegt die Annahme zugrunde, daß von der durchflogenen Strecke pro Zeiteinheit ein bestimmter Bruchteil vergessen wird. Daraus läßt sich für die Umlaufzeit τ_d (sec pro Schwänzellauf) folgende Gleichung ableiten:

$$\tau_d = \tau_0 + \frac{K\sigma}{\ln 2} (1 - e^{-d \cdot \ln 2 / \sigma})$$

bzw.

$$\tau_d = \tau_0 + \frac{K}{k} (1 - e^{-dk})$$

Die 3 darin enthaltenen Konstanten nehmen für meine Messungen die Werte $\tau_0 = 1,2$ sec, $K = 3,45$ und $\sigma = 0,650$ km (bzw. $k = 1,066$) an, so daß man vereinfacht schreiben kann $\tau_d \approx 4,44 - 3,24 e^{-d}$. Diese Zahlen stimmen eher mit den herausfallenden Werten HERANS (Fig. 12, S. 414 der zitierten Arbeit) als mit den in die Tabelle (S. 414 ebenda) aufgenommenen Daten überein, was wohl auf den ebenfalls relativ kurzen Flugweg meiner Sammlerinnen zurückgeführt werden muß. Mit anderen Worten: auch wenn man diese neue Art der Formulierung einheitlich anwendet, wird die genaue Übereinstimmung im Fernbereich erkauft durch eine gewisse Unschärfe bei Meldung nähergelegener Futterquellen.

Weiterhin ist auch hier eine Korrektur hinsichtlich der meteorotropen Variabilität erforderlich, da sonst die Anwendbarkeit der Gleichung sich auf eine ganz bestimmte Temperaturzone beschränken muß (z. B. rund 20° C, vgl. Tabelle 20, letzte Spalte).

Es wurde bereits mehrfach darauf hingewiesen, daß das Ausmaß der temperaturbedingten Frequenzschwankungen relativ gering ist. Trotzdem darf nicht übersehen werden, daß der thermische Wirkungskomplex die beherrschenden Außenfaktoren stellt, hinter denen alle übrigen Einflüsse zurückbleiben. Das zeigt sich daran, daß bei *isolierter Betrachtung der Temperaturwirkung* sich grundsätzlich dasselbe Bild ergibt, wie wenn andere Elemente nicht berücksichtigt werden.

Der Einwand, daß die

Temperaturabhängigkeit des Tanztempos eventuell nur sekundär sein könnte, ist allerdings durchaus berechtigt. Tatsächlich unterstützen z.B. die Windverhältnisse infolge ihrer Korrelation zur Luftwärme den Anstieg der Frequenz. So herrschte 1958 bei NE-Wind eine um durchschnittlich 2,5° höhere Temperatur als bei südwestlicher Strömung. (Der Unterschied ist mit $P < 0,02\%$ sehr gut gesichert.) Daher trafen die Bienen im Versuchsgelände Forstenried bei warmem Wetter auf dem Hinflug zum Futterplatz vorwiegend Mitwind an, und dieser könnte auch von sich aus die beobachtete Tanzbeschleunigung verursacht haben.

Tabelle 20. Übersicht über die empirisch und rechnerisch ermittelten Frequenzwerte

Entfernung in m, Außentemperatur in °C, Tanzgeschwindigkeit in Schw./15 sec.

Entfernung	T_A	$\bar{f}$	Δ_1	Δ_2	(f_F) Δ_F	(f_H) Δ_H	(f_K) Δ_K
385	15	6,2	-1	0	(6,4) +2	(6,5) +3	(6,5) +3
	20	6,5	-1	-1	-1	0	0
	25	6,7	-1	-1	-3	-2	-2
	30	6,7	0	-1	-3	-2	-2
600	15	5,3	0	+1	(5,5) +2	(5,6) +3	(5,5) +2
	20	5,5	+1	+1	0	+1	0
	25	5,7	+1	0	-2	-1	-2
	30	5,8	+1	0	-3	-2	-3
900	15	4,5	0	+1	(4,7) +2	(4,7) +2	(4,7) +2
	20	4,7	+1	+1	0	0	0
	25	4,8	+2	+2	-1	-1	-1
	30	4,9	+2	+1	-2	-2	-2
1250	15	4,0	-1	0	(4,2) +2	(4,1) +1	(4,2) +2
	20	4,2	0	0	0	-1	0
	25	4,4	0	0	-2	-3	-2
	30	4,5	0	0	-3	-4	-3

$\bar{f}$: Durchschnittliche Tanzgeschwindigkeit nach den Messungen der Versuchsjahre 1957/1958.

Δ_1 (Δ_2): Zehnfacher Wert der Differenz aus der nach Gleichung 1 (2) (siehe Text) berechneten Frequenz und $\bar{f}$.

f_F : Tanzgeschwindigkeit entnommen der empirischen Kurve v. FRISCHS (1948).

Δ_F : $10 \cdot (f_F - \bar{f})$.

f_H : Tanzgeschwindigkeit berechnet nach HALDANE und SPURWAY (1954).

Δ_H : $10 \cdot (f_H - \bar{f})$.

f_K : Tanzgeschwindigkeit berechnet nach v. FRISCH und KRATKY (1962).

Δ_K : $10 \cdot (f_K - \bar{f})$.

Gegen die Hypothese, daß der Zusammenhang zwischen Temperatur und Tanzrhythmus allein durch dominierende Luftströmungen vorge-tauscht wird, spricht allerdings schon die Übereinstimmung der Ergebnisse bei entgegengesetzter Dressurrichtung im Stadtgebiet. Eine weitere Widerlegung gibt die Abb. 22, in der ich auf Konstanz von Wind und soweit wie möglich auch von Feuchte, Strahlung und Innentemperatur geachtet habe. Der charakteristische Verlauf der Frequenzkurve bleibt erhalten, auch wenn nur Tänze bei gleichen Windverhältnissen ver-rechnet werden. Durch die Aufspaltung des Gesamtmaterials in Gruppen

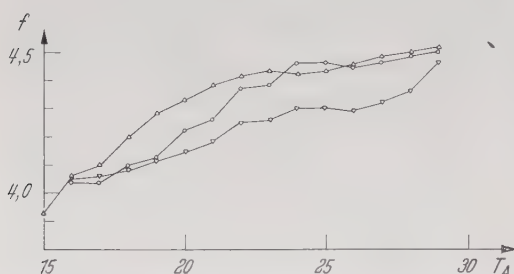


Abb. 22. Abhängigkeit der Tanzfrequenz f (Schw./15 sec) von der Außentemperatur T_A ($^{\circ}\text{C}$) bei konstanten Windverhältnissen. Die summarische Kurve der Abb. 21 wurde also zerlegt in Linien für Stille $\circ$ — $\circ$ — und Wind (0,3—1,3 m/sec) aus Richtung NE $\triangle$ — $\triangle$ bzw. SW ∇ — ∇ . Entfernung Stock — Futterplatz 1250 m, Versuchsjahr 1958

mit annähernd homogenen Umweltbedingungen sinkt lediglich die Wertezahl, und damit steigt der mittlere Fehler der Durchschnitte. Besonders hinweisen möchte ich auf die Kurve, die aus den Messungen bei Stille zusammengestellt wurde. Hier ist ja ein Wind-einfluß von vornherein ausgeschlossen. Auch diese Linie zeigt dieselben Gesetzmäßigkeiten,

die ich schon S. 55 beschrieben habe. Eine letzte Bestätigung dafür liefert die doppelte Varianzanalyse aller Daten nach Temperatur und Wind, auf die ich aber erst in einem späteren Kapitel eingehen möchte (S. 98). An dieser Stelle sei nur erwähnt, daß sich in allen Fällen für die Abhängigkeit der Frequenz von der Außentemperatur eine hervorragende Sicherung ergibt.

Dem entspricht auch das Resultat der *Korrelationsrechnung*, die ich anhand der nach Wind und Temperatur gruppierten Messungen durchführte. Für die 3 geprüften Entfernungen 600, 900 bzw. 1250 m betragen die Koeffizienten r 0,29, 0,18 bzw. 0,23. Alle 3 Werte ergeben ein $P < 0,0002$. Der Zusammenhang zwischen T_A und f ist also hochsignifikant, auch dann, wenn die Methode wie hier auf die gesamte Temperaturskala einschließlich des flachen Teils der Beziehungskurve angewandt wird. Der Wert für 900 m liegt infolge des Abfalls der Frequenz bei großer Wärme etwas tiefer als für die anderen Strecken. Doch sind die Unterschiede der Korrelationskoeffizienten nicht gesichert, wie die Umrechnung in z -Ziffern erweist. Die Stärke des Temperatureinflusses auf die Tänze zeigt also keine Abhängigkeit von der Flug-

weite, etwa im Sinn einer strafferen Korrelation zwischen f und T_A bei langen Strecken. Das stimmt mit den früheren Ergebnissen gut überein: Bei Anwendung desselben Verfahrens auf die Tagesdurchschnitte (S. 36), sowie bei der Auswertung der Einzelmessungen ohne Windberücksichtigung (S. 59f.) konnte ich ja ebenfalls keine nach der Futterplatzdistanz abgestufte Frequenzänderung mit der Temperatur nachweisen.

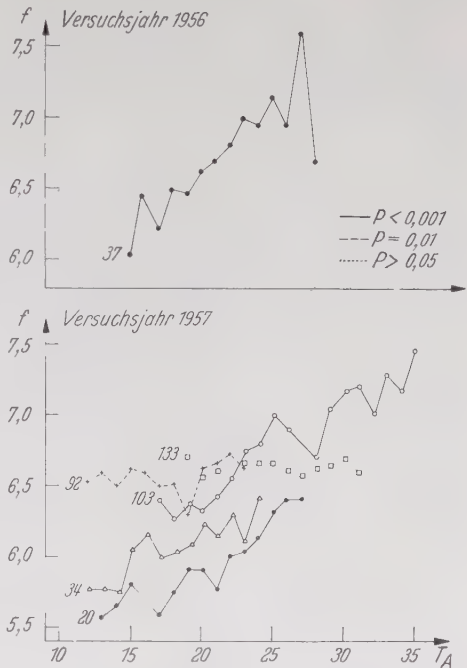
Wenn die Temperatur sich so eindeutig und intensiv auf die Tänze auswirkt, so sollten eigentlich auch die Angaben einer Einzelbiene die beschriebenen Gesetzmäßigkeiten erkennen lassen, falls eine genügende Anzahl von Messungen vorhanden ist. Dies wäre zugleich eine Bestätigung dafür, daß die Zusammenhänge nicht etwa durch unbewußte Auswahl schneller oder langsamer Tänzerinnen nur vorgetäuscht sind.

Ich habe in jedem Versuchsjahr die Daten einer oder mehrerer „Hauptbienen“ daraufhin überprüft. Unter „Hauptbienen“ verstehe ich, wie schon erwähnt, Sammlerinnen, deren Weisungen nahezu lückenlos gestoppt und protokolliert wurden. Abb. 23 stellt das Ergebnis für 1956 und 1957 dar (Futterplatzentfernung 385 m). Über der Außentemperatur ist jeweils die Durchschnittsfrequenz für die einzelnen Arbeiterinnen aufgetragen.

Nr. 37, die vom 5. bis 25. September 1956 (an 10 Versuchstagen) 225mal im Stock Verstärkung anwarb, zeigt einen ganz klaren Anstieg der Tanzgeschwindigkeit mit zunehmender Temperatur.

Die 5 nach der Wertezahl ausgewählten Bienen des Jahres 1957 repräsentieren jede eine bestimmte Zeitspanne:

Die 187 Messungen von Nr. 103 wurden zwischen dem 7. 7. und 26. 7. gewonnen. Bis auf eine kleine Unregelmäßigkeit bei 26 und 28° verläuft auch hier die Kurve von links unten nach rechts oben. Diese ausgeprägte Beziehung zwischen f und T_A



wird allerdings dadurch begünstigt, daß Umweltbedingungen und Flugalter zusammenwirken: zu Beginn des Monats herrschte ein Hoch über Mitteleuropa, und die Jungbiene (mit an sich schon hohem Frequenzniveau) traf sonniges, heißes Wetter an. In der Folgezeit griffen immer wieder Tiefdruckstörungen auf unseren Raum über und führten relativ kühle Luft herbei. Parallel dazu wäre aber das Tanztempo auch allein durch das hohe Flugalter der Sammlerin etwas langsamer geworden.

Gerade umgekehrt lagen die Verhältnisse vom 26. 7. bis 9. 8. 1957 bei Nr. 133 (mit 338 Werten). Der Witterungscharakter war anfangs noch durch die feucht-kühle Meeresluft bestimmt. Später trat Wetterbesserung ein, und die Temperaturen stiegen bis 31°. Trotzdem fehlt die zu erwartende Tanzbeschleunigung. Sie wird offenbar eben ausgeglichen durch die ihr überlagerte entgegengesetzte Tendenz infolge des zunehmenden Flugalters der Biene. So ist wohl auch die seltsame Erscheinung zu erklären, daß im selben Zeitraum eine andere, sehr eifrige Sammlerin sogar einen schwachen, jedoch gesicherten Abfall der Frequenz bei Temperaturerhöhung aufweist. Und ich hatte doch hier mit einem besonders ausgeglichenen Anstieg gerechnet, da innerhalb von 10 Dressurtagen 355 Tänze vorlagen! Das Beispiel zeigt, wie notwendig ein breiter Querschnitt durch das Tanzgeschehen ist, um die zugrunde liegenden Gesetzmäßigkeiten unverfälscht erkennen zu können.

Während der Außentätigkeit der 3 restlichen, in Abb. 23 dargestellten Bienen wechselten häufig warme und relativ kühle Perioden ab. Und zwar sowohl zu Beginn wie gegen Ende der Flugzeit jeder Sammlerin, so daß anzunehmen ist, daß sich der Alterseinfluß im Ergebnis letztlich annähernd heraushebt. (Jeder Kurvenpunkt beinhaltet Messungen bei geringem als auch hohem Flugalter.) Obwohl die Zahl der beobachteten Tänze nicht besonders groß ist — 101 bei Nr. 20 (vom 5.—28. 9.), 110 bei Nr. 92 (vom 3.—12. 10) und 78 Werte bei Nr. 34 (vom 9.—28. 10.) — zeichnet sich an der Frequenzkurve zumindest von zweien der Bienen eine Temperaturwirkung deutlich ab.

Mit den schon graphisch wiedergegebenen Daten und mit den Messungen an weiteren 5 Hauptbienen des Versuchsjahres 1957 führte ich schließlich noch eine einfache *Varianzanalyse* gesondert für jede Arbeiterin durch¹.

Bei einer der 10 Sammlerinnen erfolgt demnach die Änderung der Frequenz gesichert *gegensinnig* zur Luftwärme. Auf die wahrscheinlichen Ursachen dafür habe ich bereits oben hingewiesen.

Aus den Tänzen zweier Bienen ist ein Zusammenhang zwischen Temperatur und Entfernungsangabe *nicht ersichtlich*. Die vorhandenen Differenzen könnten auch zufällig sein ($P > 0,05$).

In einem anderen Fall beträgt $P = 0,04$. Nach statistischem Sprachgebrauch sind die Frequenzwerte hier mit der Annahme einer Temperaturabhängigkeit *vereinbar*, und die Abweichungen zwischen den Klassen sind beachtlich.

Für alle übrigen 6 Arbeiterinnen aber ergeben sich nach dem *F-Test Sicherungsstufen unter 1%*: zweimal liegt P bei 0,005 und viermal sogar unter 0,001. Das ist eine hervorragende Sicherung für die Inhomogenität des Materials. Die Unterschiede der Tanzgeschwindigkeit zwischen den Temperaturgruppen sind signifikant größer als die Schwankungen innerhalb der Klassen, und der Zusammenhang zwischen Frequenz und Außentemperatur liegt weit jenseits des Zufallsbereichs.

¹ Eine entsprechende Auswertung unter Berücksichtigung des Winds sei erst dort besprochen.

Überblickt man noch einmal die an den Einzelbienen gewonnenen Ergebnisse, so kann man feststellen, daß deren Verhalten völlig in Einklang mit den Gesetzmäßigkeiten steht, die zunächst am summierten Material aufgefunden wurden. Gelegentliche Unstimmigkeiten lassen sich durch Alterseinflüsse hinreichend erklären und fallen nicht ins Gewicht, wie eine zusammenfassende Bewertung über χ^2 erweist. Die Temperaturabhängigkeit der Tänze ist real.

b) Die Innentemperatur. Die Temperatur im Innern des Stocks ist ein für das Gedeihen des Bienenvolkes sehr bedeutender Faktor. Welche Werte trifft man unter natürlichen und experimentell abgeänderten Bedingungen an?

Die Innentemperatur ist zu *verschiedener Zeit* nicht einheitlich. Auf die Verhältnisse bei der Überwinterung des Volks möchte ich hier nicht eingehen, sondern lediglich den Verlauf in der Brut- und Trachtzeit kurz skizzieren, jenem Abschnitt des Bienenjahrs also, in den auch meine Versuche und Tanzmessungen fallen.

Während dieser Monate sind sehr bezeichnende mikroklimatische Unterschiede in den *verschiedenen Bezirken* des Stocks zu beobachten. Zunächst die engere Umgebung des *Brutnests*: Vom Beginn der Eiablage im Februar an spielt sich hier eine Temperatur von etwa 35°C ein. Der klassische Heizversuch, den W. R. HESS 1926 durchführte, zeigte, daß sich dieser Wert auch bei massiven Störungen nur unwesentlich ändert. HESS, HIMMER, HAZELHOFF und vor allem LINDAUER klärten die Methoden (teils physikalischer, teils physiologisch-chemischer Natur) auf, mit deren Hilfe den Bienen eine so erstaunliche Konstanz des Mikroklimas gelingt. Die Bedeutung der Maßnahmen liegt darin, daß die Entwicklung der Brut nur innerhalb einer schmalen Temperaturspanne normal verläuft. Die Anstrengungen zur Einhaltung dieses optimalen Entwicklungsbereichs geben dem sozialen Wärmehaushalt der Bienen im Sommer sein besonderes Gepräge.

Anders sind die Verhältnisse in der weiteren Umgebung der Brutzellen. Es ist dies eine Zone, in die die Schwankungen der Außenwelt schon hereingreifen. Störungen, z. B. das Eindringen einer Wespe oder die Erschütterung beim Öffnen des Kastens, sowie eine Erregung der Bienen, etwa während des Vorspiels, machen sich hier im Temperaturverlauf meist als Sprung nach oben bemerkbar. Vor allem aber zeigen die *fluglochnähen Bereiche* eine erhebliche zeitliche Unruhe und stärkere räumliche Gegensätze der Klimafaktoren.

Gegenüber der normalen Bienenbehausung weist der *Beobachtungskasten* eine wichtige Besonderheit auf: er bietet in der beschriebenen Form ein sehr ungünstiges Verhältnis von Rauminhalt zu Oberfläche. Im *Brutbezirk* kann das stets relativ schwache Volk die Innentemperatur nur bei hoher Außenwärme wirksam regulieren. Gegen Unterkühlung kommt es mit eigener Wärmeproduktion kaum an.

In *Fluglochnähe* überschneiden sich Außeneinflüsse und Aktivität der Bienen. Traten hier schon bei der gewöhnlichen Holzbeute beträchtliche Unterschiede auf, so erst recht beim Beobachtungsstock. Je nach seiner Isolierung (1 oder 2 Glasscheiben), nach Volksstärke, Dauer des Versuchs (Zahl der arretierten Neulinge) und nach der Trachtlage tritt die Eigengesetzlichkeit des Temperaturverlaufs mehr oder weniger zurück und die Schwankungen der Außenwelt gewinnen die Oberhand. Die Innentemperatur zeigt dann, ähnlich wie in einem leeren Bienenkasten, verzögert und mit geringerer Amplitude den Gang der Außentemperatur. Im allgemeinen liegt T_I höher als T_A , vor allem bei eifrigem Flugbetrieb. Doch können dort gelegentlich auch ohne experimentelle Eingriffe Untertemperaturen vorkommen: etwa am frühen Morgen, wenn sich die Luft draußen durch den Einfluß der

Sonne bereits wieder erwärmt hat; oder bei großer Hitze, wo die aktive Kühlung der Arbeiterinnen sich auch auf den nicht bebrüteten Bereich erstreckt. Sogar Werte unter dem Gefrierpunkt maß ich im Herbst, wenn die Bienen sich auf der oberen Wabe zusammendrängten und die Heizung nicht in Gang war.

Die beschriebenen *Heiz- und Kühleinrichtungen* ermöglichten ja eine willkürliche Änderung des normalen T_f -Verlaufs. Die Heizung diente einerseits dazu, um in Dauerbetrieb im zeitigen Frühjahr und Spätherbst die thermoregulatorischen Maßnahmen der Bienen zu unterstützen, d.h. um das Brutnest auf angemessener Temperatur zu halten. Andererseits wurde sie zu Versuchszwecken eingeschaltet, um entweder die an sich schon große Schwankungsbreite der Klimafaktoren auf der unteren Wabenfläche noch kontrolliert zu erhöhen, oder aber um außerhalb der Zeit der T_f -Versuche gleichmäßige Bedingungen am Tanzplatz zu erreichen. Da ich den Einfluß der Stocktemperatur meist bei kalter Umgebung prüfte, wo sich eine Kühlung erübrigt, aber die Frequenz sehr stark auf die laufenden T_A -Änderungen anspricht, war es zum Vergleich oft zweckmäßig, hohe und niedrige Innenwerte in rascher Folge zu bieten. Viele Wiederholungen brachten dann die notwendige Zahl an Messungen. Ohne die Heizkapazität voll auszunützen, konnte ich zwischen Abflug und Rückkehr einer Biene vom 385 m-Futterplatz die Temperatur auf der unteren Wabenfläche nahezu gleichmäßig um 5° steigern. In dieser kurzen Zeit waren selten nennenswerte Schwankungen der Außenfaktoren zu verzeichnen. Allerdings traten bei zu starken Heizsprüngen mehrfach Zittertänze auf, so daß ich meist mit geringeren Beträgen auszukommen suchte.

Der Tanzboden meiner Sammlerinnen, auch noch der der Langstreckenflieger, befand sich auf der unteren Wabe in Fluglochnähe, also in jenem Bereich, dessen thermische Verhältnisse zuletzt geschildert wurden. Nur wenn dort eine sehr niedrige Temperatur herrschte, erfolgte die Alarmierung gelegentlich oben auf der Traube. Die *Tänze* bleiben nach meinen Beobachtungen ganz aus, falls am Tanzplatz weniger als 18° gemessen wird. Nach oben dagegen scheint wie bei der Außentemperatur keine feste Grenze zu bestehen. Bei einer unfreiwilligen Hitzekatastrophe Ende Oktober 1956 begann die obere Wabe bereits abzuschmelzen — unten wurde trotz 44° C noch immer getanzt! Im allgemeinen aber werben während länger dauernder Überhitzungen vor allem Wassersammlerinnen, da in solchem Fall das konzentrierte Zuckerwasser wenig begehrt ist, und mit den erhöhten Abnahmzeiten die Tanzlust sinkt (LINDAUER 1954).

Wenn ich im folgenden bei der Darstellung der Ergebnisse den Ausdruck *Innentemperatur* (T_f) gebrauche, so verstehe ich darunter stets die *Temperatur am jeweiligen Tanzort der Biene*.

Bei der Durchsicht der Kurven einzelner Tage war ein Zusammenhang zwischen Tanzgeschwindigkeit und *Vorgängen der Außenwelt* nicht regelmäßig festzustellen (S. 38f.). Selbst ein markanter Wechsel der Flugbedingungen, etwa ein Temperatursturz zusammen mit plötzlichem Abbruch der Strahlungsintensität, kam nicht immer mit der erwarteten Deutlichkeit in der Entfernungsweisung zum Vorschein. Um einen ersten Hinweis darüber zu erhalten, ob und wie die *Verhältnisse im Stock* sich auf die Tänze auswirken, prüfte ich in ähnlicher Form Tage, an denen infolge meiner Heizversuche besonders starke T_f -Differenzen vorhanden waren.

In Abb. 24 ist als Beispiel der 29. September 1958 dargestellt. Nach teils sehr windigen und regnerischen, teils kalten Tagen, herrschte nun ein mildes Altweibersommerwetter. Es war sonnig, wenn auch stets etwas dunstig. Erst am Spät-

nachmittag zogen dünne Schleier auf — ein Anzeichen dafür, daß die Hochdrucklage bereits im Abklingen war. Der Wind wehte schwach aus südlicher Richtung. Flug und Tänze waren hervorragend (735 Messungen!). Nachdem das Vorspiel wegen des ungünstigen Wetters an den Vortagen ausgefallen war, herrschte am 29. ab 13.10 Uhr ein ungewöhnlich starker Trubel. Sogar die Königin wurde von der Erregung erfaßt und erschien kurz am Flugloch. Noch um 14.30 Uhr saß der ganze Trichter voll von Sterzlern. Die Tänze waren in dieser Zeit kürzer, aber trotz der vielfach räumlichen Behinderung durch das turbulente Treiben in ihrer Frequenz nicht merklich verändert. — In die Zeichnung sind neben den Wetterdaten die unausgeglichene Tanzdurchschnitte aus Zeiträumen annähernd konstanter Faktorenkombination, sowie die Einzelangaben einer Hauptbiene eingetragen.

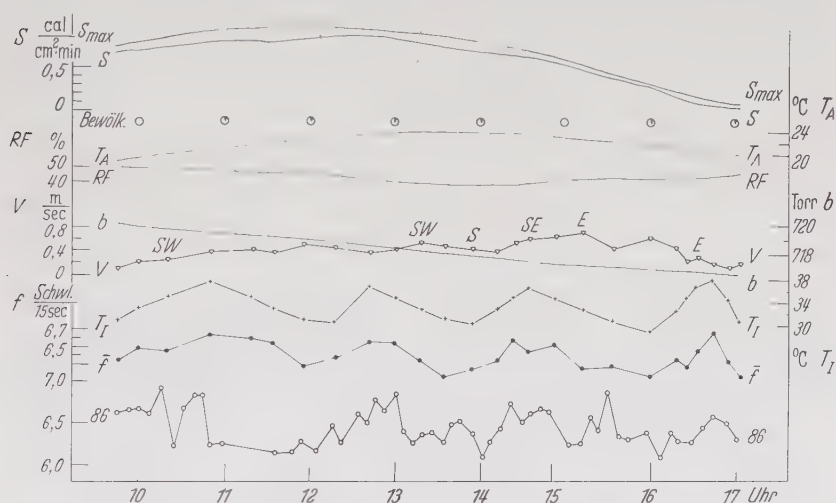


Abb. 24. Außenfaktoren und Tanzfrequenz am 29. 9. 58. Erklärung der Symbole s. S. 120. Zu beachten sind vor allem die Kurven für die Stocktemperatur T_I , die aus allen Messungen gemittelte Tanzfrequenz $\bar{f}$ und die Angaben der Einzelbiene Nr. 86. Entfernung Stock — Futterplatz 385 m

Zu meiner Überraschung zeigte sich, daß der Tagesgang der Tanzgeschwindigkeit weitgehend dem der Innentemperatur gleicht. Zwar erfolgt der Anstieg von f gegenüber T_I gelegentlich zu früh oder verspätet. Wenn man jedoch bedenkt, wie stark sich das zufällig mehrmalige Eintreffen einer Biene mit besonders raschem individuellem Rhythmus auf den Mittelwert einer kurzen Spanne auswirkt, so versteht man, daß die Kurvenbilder nicht immer gleich gut übereinstimmen. — Weniger deutlich als bei den Durchschnitten ist der Zusammenhang zwischen Frequenz und Stocktemperatur bei den einzelnen Sammlerinnen. Die 4 Temperaturmaxima auf dem Tanzboden (gegen 10.45, 12.50, 14.45 und 16.45 Uhr) zeichnen sich am Beispiel der Nr. 86 zwar ab, doch war das Tempo um 10.50 Uhr plötzlich viel zu langsam, gegen 15.30 Uhr ohne ersichtlichen Grund zu schnell. Auch sonst gibt

es zahlreiche Außenseiter, die „unmotiviert“ mit sprunghaft veränderter Geschwindigkeit tanzen. Häufig sinkt die Frequenz bei längeren Heizperioden trotz anhaltend hohem Temperaturniveau, oder noch bevor die Temperatur ihren Höhepunkt erreicht hat. Durch Gewöhnung wird die Wendungsrhythmik offenbar normalisiert. Wegen der starken zeitlichen und interindividuellen Schwankungen genügt aber das vorliegende Material noch nicht, um dieses Adaptationsphänomen exakter zu fassen.

Andere Tage, die ich in gleicher Weise kontrollierte, lassen eine ähnliche Beziehung zwischen T_I und f erkennen.

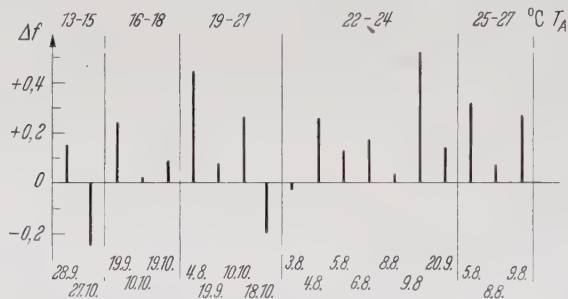


Abb. 25. Unterschied der Tanzfrequenz bei hoher und niedriger Innentemperatur ($T_I > 36^\circ$ bzw. $< 30^\circ$ C) sowie vergleichbarer Außentemperatur T_A . Die Differenzen sind für die einzelnen Versuchstage getrennt aufgetragen. Δf positiv bedeutet: Tänze bei hoher Stocktemperatur beschleunigt. Futterplatzdistanz 385 m, Versuchsjahr 1957

Die Kurven sind recht eindrucksvoll. Überprüft man jedoch Meldungen bei hoher und niedriger Stocktemperatur statistisch, so sind die Unterschiede im einzelnen meist nicht gesichert. Dazu bedarf es größerer Wertezahlen. Diese erreicht man, ohne die spezifischen Merkmale der Einzeltage in ihrer Wirkung auf die Tänze zu vermengen, indem man Vergleichspaare jeweils innerhalb desselben Versuchs aufstellt, und die so erhaltenen Differenzen zusammenfassend testet (vgl. S. 25). Für die Beschleunigung der Frequenz bei einer Erwärmung des Tanzplatzes von 30 auf mindestens 36° resultiert ein $P = 0,005$ (Versuchsjahr 1957, Futterplatz 385 m, 799 Werte). Die Unterschiede sind, mit weiteren Daten, aus dem Säulendiagramm (Abb. 25) zu entnehmen.

Bei der paarweisen Zuordnung war der *Wind* nur insoweit berücksichtigt, als seine Richtung innerhalb der verwendeten Einzeltage nicht grundsätzlich wechselte, und er so tatsächlich ein mehr oder weniger versuchsspezifisches Merkmal darstellte. Gelegentlich war aber doch während des T_I -Experiments ein Windumschlag zu verzeichnen. Exakter wird daher ein Einfluß dieses Faktors eliminiert, indem man die Klassen mit konstanter T_A und T_I weiter nach der Luftbewegung aufgliedert.

Tabelle 21 zeigt einen Ausschnitt aus der großen, nach Wind, T_A und T_I angelegten Kombinationstafel, in die 2581 Tänze des Versuchsjahres 1958 (Futterplatz 385 m) aufgenommen wurden.

Tabelle 21. *Einfluß der Innentemperatur auf die Tanzfrequenz*

Durchschnitte und Wertezahlen aufgeschlüsselt nach: T_I (Klassenbreite 2°C), T_A (Klassenbreite 1°C), Wind (Klassenbreite 45°. Anordnung nach dem Winkel zur Flugrichtung: SSW = Mitwind auf dem Hinweg). Versuchsjahr 1958, Stadtvolk, Futterplatz 385 m.

T_A	Wind	T_I						
		26/27°	28/29°	30/31°	32/33°	34/35°	36/37°	38/39°
21°	S			6,20 (3)	6,46 (10)	6,37 (4)		
	SW	6,07 (13)	6,19 (18)*	6,47 (9)			6,62 (23)*	
	SE				6,35 (6)	6,51 (8)		
	W							
	E		6,18 (21)*	6,14 (10)	6,28 (12)	6,34 (10)	6,43 (9)*	
	NW	6,00 (6)	6,02 (7)	6,23 (6)		6,29 (2)		
	NE		5,94 (6)*	6,19 (5)		6,29 (10)	6,35 (24)*	
	N		6,05 (6)	6,47 (4)				

Was ergibt sich aus diesen Daten hinsichtlich der Beziehung zwischen Stocktemperatur und Frequenz? Von unbedeutenden Abweichungen abgesehen, steigen die Werte in jeder Zeile von links nach rechts. Rein nach Augenschein beurteilt wächst also die Tanzgeschwindigkeit unabhängig von Außenwärme und Wind mit zunehmender Innentemperatur.

Wieweit die Unterschiede zufallsbedingt sind, kann erst die Anwendung statistischer Methoden zeigen. Eine Varianzanalyse war nicht möglich, da auch in der Klasse mit der gleichmäßigsten Verteilung ($T_A=21^\circ\text{C}$, s. Tabelle 21) noch zu viele Felder unbesetzt blieben. Ich stellte daher wieder Messungen zusammen, die nach Flügen bei gleichen Außenfaktoren, aber abweichender Innentemperatur gewonnen waren. Dabei sollte T_I im einen Fall unter 30°, im andern über 35° betragen. Aus der umfangreichen Kombinationstafel erhielt ich nur 12 Vergleichspaare; für eine Außentemperatur von 21° C waren es z. B. die in Tabelle 21 mit * markierten Durchschnitte in den Zeilen SW, E und NE. Unter diesen streng vergleichbaren Frequenzpaaren war nur eines, bei welchem der Wert bei warmem Tanzplatz niedriger lag als bei kaltem — allerdings völlig ungesichert um 0,02 Schw./15 sec. Sonst wurde stets rascher getanzt, wenn im Stock eine hohe Temperatur herrschte. Drei Testverfahren lieferten dasselbe Resultat: Einmal wandte ich den t -Test auf jede einzelne Differenz an und faßte die meist oberhalb 0,01 liegenden P -Werte über χ^2 zusammen; das Gesamt- P ist $<0,0002$. Zum zweiten ermittelte ich für sämtliche Gruppierungen eine durchschnittliche Differenz $\bar{D}=0,307$ Schw./15 sec, und dazu ein $s_{\bar{D}}=0,048$. Die hiermit

mögliche umfassende Prüfung ergibt $t = 6,3$, und (für 11 Freiheitsgrade) eine so niedrige Überschreitungswahrscheinlichkeit, daß sie aus den PÄTAU-Kurven nicht mehr abzulesen ist. In Abwandlung der vorigen Methode berechnete ich noch unter Berücksichtigung des wechselnden Umfangs der Meßreihen eine mittlere gewogene Differenz $\bar{A}_{\text{gew}} = 0,317$. Diese hat einen mittleren Fehler $s_{\bar{A}} = 0,043$ und erweist sich so ebenfalls als hochsignifikant ($t = 7,4$, $P < 0,0002$).

Der Zusammenhang zwischen Tanzgeschwindigkeit und Innentemperatur ist also auch statistisch hervorragend gesichert, wie der oben dargestellte paarweise Vergleich von 417 Tänzen lehrt. Nachdem auf diese Art zugleich die Unabhängigkeit des Phänomens von den Windverhältnissen rechnerisch gezeigt wurde, konnte ich versuchen, durch sinnvolle Erweiterung des Klassenumfangs die Zahl der Felder des Kombinationsquadrats zu verringern, eine vollständigere Besetzung zu erzielen, und dann eine größere Zahl von Messungen durch die Analyse zu erfassen. Das Material war damit nämlich auch einer 2- oder 3-fachen Streuungszerlegung zugänglich. Tabelle 22 veranschaulicht am Beispiel der T_A -Zone 21—24° C, was sich ergibt, wenn statt 8 Richtungen lediglich 2, Mit- und Gegenwind i.w.S., unterschieden werden (jetzt 1216 Tänze!).

Tabelle 22. *Einfluß der Innentemperatur auf die Tanzfrequenz*
Entsprechend Tabelle 21, jedoch Klassenbreite der Windrichtung 180°.

T_A	Wind	T_I						
		26/27°	28/29°	30/31°	32/33°	34/35°	36/37°	38/39°
21°	mit ¹	6,07 (13)	6,19 (18)	6,40 (12)	6,42 (16)	6,46 (12)	6,62 (23)	
	gegen ²	6,00 (6)	6,10 (40)	6,22 (25)	6,28 (12)	6,31 (22)	6,37 (33)	
22°	mit	6,04 (18)	6,23 (5)	6,33 (78)	6,45 (30)	6,58 (18)	6,32 (14)	
	gegen	6,18 (5)	6,17 (20)	6,19 (72)	6,24 (34)	6,49 (5)	6,40 (20)	
23°	mit		6,08 (19)	6,23 (54)	6,26 (58)	6,41 (61)	6,46 (49)	
	gegen		6,20 (29)	6,26 (72)	6,24 (50)	6,36 (34)	6,63 (30)	
24°	mit			6,24 (21)	6,22 (35)	6,40 (18)	6,39 (52)	6,47 (7)
	gegen			6,08 (15)	6,18 (18)	6,23 (23)	6,31 (23)	

¹ mit = Mitwind; ² gegen = Gegenwind beim Hinflug zum Futterplatz.

Varianzanalyse und F-Test bestätigen, daß das Material in hohem Ausmaß inhomogen ist. Sowohl die Unterschiede, welche zwischen den Außentemperaturklassen vorhanden sind (abstrahiert von T_I), als auch jene, die sich infolge Anordnung der Tänze nach steigender Innentemperatur (abstrahiert von der T_A -Wirkung) ergeben, sind ausgezeichnet gesichert ($P < 0,001$).

Bei den oben durchgeführten Signifikanzprüfungen war der Wind konstant — wenigstens hinsichtlich des Vorzeichens seiner in Flugrichtung angreifenden Komponente. Wie sich nachträglich herausstellte,

kann er jedoch auch ganz unberücksichtigt bleiben, falls Werte bei Mit- und Gegenwind etwa in gleichem Umfang vorliegen. Durch die große Zahl von Messungen gelangt man so, bei graphischer Darstellung, zu einem sehr ausgeglichenen *Kurvenverlauf für f als Funktion von T_I* , mit dem Parameter T_A . Ein typisches Beispiel für $T_A = 16/17^\circ \text{C}$ zeigt Abb. 26. Die Beschleunigung der Frequenz mit zunehmender Erwärmung des Tanzbodens ist deutlich zu erkennen. Sucht man in der

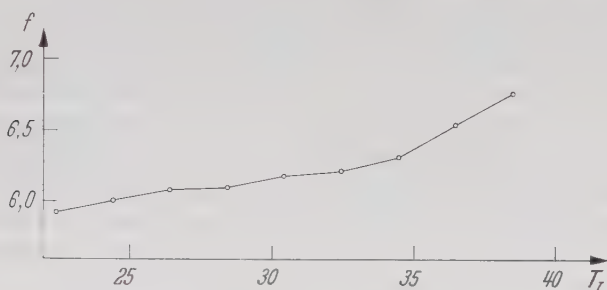


Abb. 26. Anstieg der Tanzfrequenz f (Schw./15 sec) mit der Stocktemperatur T_I , dargestellt für $T_A = 16-17^\circ \text{C}$. Entfernung Stock — Futterplatz 385 m, Versuchsjahr 1958

früher besprochenen Beziehung zwischen f und *Außentemperatur* (Abb. 20) die Angabe für $16/17^\circ \text{C}$, so erhält man etwa 6,3 Wendungen je 15 sec. Diesem Wert entspricht nach Abb. 26 eine *Innentemperatur* von etwa 34° . Das war auch tatsächlich die Temperatur auf dem Tanzplatz, die ich mit Hilfe der Heizung bei meinen Versuchen einhielt.

Interessant ist ein *Vergleich* des Kurvenanstiegs in den beiden genannten Diagrammen, und damit eine Gegenüberstellung des T_A - und T_I -Einflusses. — Im Bereich zwischen 22 und 35°C , der den Linien gemeinsam ist, wächst das Tanztempo, wenn sich die *Innentemperatur* (bei gleichen Außenverhältnissen) ändert, etwas rascher, als wenn sich (bei konstanten Stockbedingungen) die *Außenluft* erwärmt. Weiter links, also unterhalb 22°C , verläuft die f/T_A -Beziehung wesentlich steiler als im Mittelteil. Weiter nach rechts dagegen, oberhalb 35°C , nimmt die Steigung für f/T_I etwas zu. Doch sind in beiden Temperaturzonen nur noch Werte für jeweils eine Kurve vorhanden. Überblickt man das Ausmaß der Frequenzänderungen im *ganzen* natürlich vorkommenden T_I - bzw. T_A -Bereich, so haben beide Faktoren etwa gleiche Wirkung. Auf die Möglichkeit, daß die geringeren Differenzen der f/T_A -Abhängigkeit im mittleren Abschnitt durch die langsameren Außenschwankungen und eventuelle Adaptation bedingt sind, sei hier noch einmal kurz hingewiesen.

Ganz exakt ist die Gegenüberstellung nicht. Denn im einen Fall betrug T_A $16/17^\circ$, im andern aber wurde T_I auf 33° , also $\pm 16/17^\circ$ eingeregelt. Zu einem

strengen Vergleich sind mindestens 2 genau reziproke (und möglichst stark abweichende) Bedingungen erforderlich, etwa $35^{\circ} T_I/30^{\circ} T_A$ sowie $30^{\circ} T_I/35^{\circ} T_A$. Leider liegen dafür so wenig Messungen vor, daß nicht beurteilt werden kann, bei welcher Kombination die Frequenz gegenüber $30^{\circ} T_I/30^{\circ} T_A$ stärker erhöht ist. (Bei gleicher Wirksamkeit von Außen- und Innentemperatur müßten sich gleiche Tanzgeschwindigkeiten ergeben.)

Noch von einem anderen Ausgangspunkt aus kann man an das Problem herangehen. Für die Beziehung zwischen Innentemperatur und Entfernungsweisung habe ich anhand der Messungen bei Mitwind die *partiellen Korrelations- und Regressionskoeffizienten* $r_{T_I \cdot T_A}$ und $b_{T_I \cdot T_A}$ ermittelt. Hier wurde also die T_A -Wirkung *rechnerisch* ausgeschlossen.

Bei den früher beschriebenen Versuchen über den Einfluß der Außentemperatur habe ich *totale* Korrelations- und Regressionskoeffizienten $r_{T_A f}$ und $b_{T_A f}$ bestimmt. Das genügte dort, da ja der „Störfaktor“ T_I *experimentell* konstant gehalten werden konnte. Das Material wurde vor der Berechnung ebenfalls nach Windverhältnissen geordnet.

Somit sind die genannten Größen $r_{T_I \cdot T_A}$ und $r_{T_A f}$ bzw. $b_{T_I \cdot T_A}$ und $b_{T_A f}$ direkt vergleichbar.

Für $r_{T_I \cdot T_A}$ ergab sich 0,26. Mit 1213 Freiheitsgraden liegt diese Zahl erheblich über dem größten zulässigen Zufallswert (0,09 bei $P = 0,001$). Von $r_{T_A f}$, das für 385 m und Mitwind 0,23 beträgt, unterscheidet sich $r_{T_I \cdot T_A}$ dagegen nicht signifikant.

Die Regression $b_{T_I \cdot T_A} = 0,003$ ist ebenfalls ausgezeichnet gesichert. Wenn man die Außenwärme eliminiert, steigt demnach die Tanzgeschwindigkeit um 0,3 Schwl./15 sec bei einer Zunahme der Stocktemperatur um 10°C . Etwa denselben Betrag, nämlich 0,3–0,4 Wendungen/15 sec unabhängig von der Entfernung, erhielten wir aber auch für die T_A -Abhängigkeit.

Zusammenfassend läßt sich also sagen: Nach vorliegendem Material ist der *Einfluß von Außen- und Innentemperatur gleich stark*, wenn man den Frequenzverlauf über den *gesamten* biologisch wichtigen Temperaturbereich betrachtet. In beiden Fällen wird bei höherem Thermometerstand schneller getanzt, und zwar durchschnittlich um 0,3–0,4 Schwl. pro Viertelminute und 10° Temperaturunterschied. Dieses Ergebnis wurde durch Anwendung verschiedenster Testmethoden immer wieder bestätigt.

Mit T_I änderten sich jeweils auch die relative Feuchte RF_I und andere Faktoren, die am Tanzplatz nicht gemessen werden konnten. Ob für die beschriebenen Gesetzmäßigkeiten T_I oder aber RF_I verantwortlich ist, läßt sich vorläufig nur durch Analogie zu den Außenverhältnissen entscheiden. Diese sprechen klar für eine Wirkung der Innentemperatur.

c) Die Futtertemperatur. Die Temperatur der von den Sammlerinnen eingeheimsten Lösungen war die 3. Größe aus dem thermischen Wirkungskomplex, deren Bedeutung für die Tanzgeschwindigkeit ich überprüfte.

Unter natürlichen Bedingungen saugen die Bienen durch florale oder extraflorale Nektarien sezernierten Nektar, oder Honigtau, der von Pflanzenläusen abgeschieden wird. Obwohl meines Wissens Mitteilungen über die Temperaturen dieser Futterlösungen nicht vorliegen, kann man doch wohl annehmen, daß sie weitgehend vom Mikroklima am Bildungs- bzw. Ablagerungsort (d.h. meist am Grund der Blüten oder auf Blatt- und Rindenoberflächen) bestimmt sind.

Die Temperaturverhältnisse in Blüten hängen von der Außentemperatur und in starkem Maß von der Strahlung ab. Wie die Messungen von BÜDEL zeigten, sind auch Farbe und Form der Blüten, ihre Höhe über dem Boden und ihre Exposition von Bedeutung. Bei Mittagstemperaturen um 17° in der Umgebung wurden zwischen den Kronblättern Werte bis 30° festgestellt. Eine gewisse aktive Regulierung des Strahlungshaushalts ist bei manchen Pflanzen möglich und seit langem bekannt.

Über die Temperatur der Blätter und damit annähernd auch der den Blättern anliegenden Lufthaut, berichtet zusammenfassend GEIGER (nach Untersuchungen von B. HUBER, RASCHKE, VAUPEL u. a.). Im mitteleuropäischen Klimabereich betragen demnach die Übertemperaturen im Blatt selten mehr als 15° , Untertemperaturen selten mehr als 2° gegenüber der freien Luft. Im allgemeinen liegt die Blattemperatur zwischen der Lufttemperatur und der Temperatur der Bodenoberfläche. Bei Sonneneinstrahlung dürfte also ein konzentrierter Blatthonig ebenfalls wärmer als die umgebende Luft sein.

Welche Temperatur trafen nun die Bienen bei meinen Versuchen an? Waren außer der strahlungsgeschützten Aufstellung der Futtergefäße keine besonderen Vorkehrungen getroffen, um einen bestimmten Temperaturbereich einzuhalten, so entsprach die Temperatur der Zuckerlösung weitgehend der der Außenluft und zeigte auch einen gleichsinnigen, lediglich etwas verzögerten Gang. Wenn die Futtertemperatur also nur in den durch die Wetterlage gegebenen Grenzen betrachtet wird, läßt sich ihr Einfluß nicht von dem der Außentemperatur trennen. In den Tänzen ist höchstens eine Verstärkung des T_A -Effekts zu erwarten.

Um die Wirkung der Futtertemperatur isoliert erkennen zu können, muß daher ihre Höhe unabhängig von der Außentemperatur variiert werden. Günstig ist zu diesem Zweck ein Strom- oder Wasseranschluß am Futterplatz. Mir stand weder das eine noch das andere zur Verfügung. Aber eine nicht mit der Luftwärme korrelierte Änderung war ganz einfach in der Weise zu erreichen, daß das Zuckerwasser aus Thermosflaschen warm oder kalt in die Futtergefäße eingefüllt wurde. Damit die Lösungen möglichst lange die vorgesehene Temperatur beibehielten standen die Futtergläser auf Deckelschalen, in die ich je nach Art des Versuchs bis zum Rand Eiswasser oder Wasser entsprechend höherer Temperatur goß.

Um T_F laufend und ohne Störung der Bienen feststellen zu können, wurde die übliche Anordnung — automatische Futtergefäße nach Sturzglasprinzip — modifiziert: ein kurzes, aber sehr weitlumiges Glasrohr trug am einen Ende einen Gummistopfen. Durch dessen Bohrung reichte ein Thermometer bis dicht an die Glasplatte, auf die der Zylinder aufgestellt wurde (Abb. 27). Der entsprechende Bereich der Thermometerskala lag oberhalb des Stopfens und die Höhe der Quecksilbersäule war jederzeit leicht abzulesen. Sonnenblenden schützten vor direkter Bestrahlung. Gelegentliche thermoelektrische Kontrollmessungen zeigten, daß die Temperatur der Lösung an der Saugstelle der Bienen (dem mittels eines Grashalms freigehaltenen Spalt zwischen Glaszylinder und Grundplättchen) höchstens um 2° vom Thermometerstand abwich.

Bienendressuren mit erwärmtem Zuckerwasser hatte schon K. v. FRISCH (1934, 1942) durchgeführt — allerdings mit anderer Zielsetzung: er prüfte die Bedeutung der Futtertemperatur einmal für die untere Annahmeschwelle und zum zweiten für die Beurteilung einer Tracht, und damit für die *Tanzlust* der Sammlerinnen.

Bei meinen Versuchen, die die Wirkung auf die *Tanzgeschwindigkeit* klären sollten, bot ich zweimolare Zuckerlösungen mit einer *Temperatur zwischen 2 und 45° C.* Ähnliche Extreme dürften nach dem Gesagten auch in der Natur durchaus vorkommen. Die Grenzwerte wurden von den Bienen zögernd eben noch angenommen. — Hatte sich eine Sammlerin einen besonders kalten Trunk einverleibt, so beobachtete ich meist schon am Futtertischchen, besonders häufig aber nach



Abb. 27. Gezeichnete Sammlerinnen an der Zuckerlösung. Unter dem Thermometergefäß die Deckelschale zum Eingießen von Wasser entsprechender Temperatur

der Heimkehr im Stock ausgiebiges Rüssel- und Flügelputzen, sowie abdominale Atembewegungen (Pumpen). Diese Reaktionen zeigten die Bienen aber nicht nur bei kaltem Magen, sondern auch bei raschem Absinken der Außentemperatur am Abend, überhaupt bei kühler Umgebung, gelegentlich bei Regen, und sogar bei Störungen, z. B. Wespenbesuch am Futterplatz.

Eine ganz wesentliche Erleichterung bei der Beurteilung des T_F -Einflusses war die Tatsache, daß ich hier *Kontrollversuche* anstellen konnte. Diese Möglichkeit besteht ja bei anderen Faktoren nicht, falls sie nicht wie der Wind vektoriell sind.

Ich fütterte daher stets an 2 Tischchen in gleicher Entfernung vom Stock und 20 m Abstand voneinander — das eine lag mehr östlich (in den Tabellen mit E

gekennzeichnet), das andere mehr im Westen (W) der Hauptflugrichtung. An jedem Platz wurde in *Sukzedanversuchen* abwechselnd kaltes ($5-15^{\circ}\text{C}$), laues ($15-30^{\circ}\text{C}$), oder warmes ($30-40^{\circ}\text{C}$) Zuckerwasser geboten. Beim Futterwechsel warm/kalt oder umgekehrt wurde aus technischen Gründen für wenige Minuten eine „normal“ temperierte Lösung gereicht. Hierbei vermeidet man einen zu schroffen Übergang, der ähnlich wie eine Futterunterbrechung die Tanzlust mindert und damit eventuell auch die Frequenz beeinflussen könnte. — Am Nachbartischchen stand gleichzeitig (also in einem *Simultanversuch*) Zuckerwasser mit jeweils entgegengesetzter Temperatur. Der Beobachter am Stock wußte nicht, welche Bedingungen die Sammlerinnen am Ziel antrafen. Er konnte somit unbeeinflusst die Angaben von 2 Bienengruppen messen, deren durchschnittlicher Rhythmus zwar durch Altersdifferenzen und individuelle Eigenart geringfügig abweichen kann (was in einem Vorversuch zu klären ist), die aber gleichzeitig, d.h. unter identischen Umweltbedingungen beim Trachtflug und auf der Tanzfläche tätig sind, und lediglich hinsichtlich der Futtertemperatur unterschiedliche Verhältnisse vorfinden.

Es folgt nun eine Übersicht über die *Ergebnisse eines typischen Versuchstags*. Es handelt sich um den 28. September 1958, einen strahlend schönen Herbsttag. Morgens und abends war es recht frisch, mittags aber mild, und so entwickelte sich ein reger Flugbetrieb. Auch die Tänze waren gut, erst abends wurden sie durch die rasche Auskühlung seltener und zögernd. Im Stock stellte ich reichliche Vorräte, aber keine Brut mehr fest. Jedoch waren noch Jungbienen da, denn von 13.00 bis 13.30 Uhr fand ein lebhaftes Vorspiel statt.

In Tabelle 23 (S. 78) sind die Frequenzdurchschnitte der 309 im Protokoll registrierten Tänze einerseits nach Zeit bzw. Außenfaktoren, andererseits nach der Temperatur der gebotenen Lösung (f_1 : $5-15^{\circ}$, f_2 : $15-30^{\circ}$, f_3 : $30-40^{\circ}\text{C}$), und schließlich nach dem Anflugsort (f : W, f' : E) aufgeschlüsselt.

Zunächst kann man erkennen, daß unter vergleichbaren Bedingungen in der Regel die am westlichen Tischchen verkehrende Gruppe schneller tanzt als die 20 m weiter im Osten sammelnde Schar. Das zeigt sich auch in den (in der letzten Zeile aufgeführten) Gesamtdurchschnitten $6,31 > 6,08$, $6,30 > 6,15$, $6,43 > 6,35$. Ich hatte den Unterschied bereits am 27. September in einem Vorversuch festgestellt. Für die Differenz 0,1 Schw./15 sec aus 118 Tänzen resultierte dabei zwar nur ein $P = 0,1$, doch war es immerhin angebracht, zur Sicherheit die beiden Gruppen bei der Auswertung getrennt zu behandeln.

Prüfen wir nun die Meldungen nach Flügen mit kalter und warmer „Fracht“! In der Zeit von 11.13 bis 12.36 Uhr herrschten weitgehend übereinstimmende Verhältnisse. Das Tanztempo sowohl der Westbienen (6,20 und 6,40), als auch der Ostsammlerinnen (6,00 und 6,42) war bei hoher Futtertemperatur beschleunigt. Ähnliche Vergleichspaare sind z. B. zwischen 15.13 und 16.15 Uhr zu finden: Nach dem Futterwechsel kalt/warm stieg im Westen die Frequenz von 6,36 auf 6,42; im Osten, bei umgekehrter Änderung, sank sie sprunghaft von 6,34 auf 5,86. In den Gesamtdurchschnitten kommt der Befund ebenfalls deutlich zum

Tabelle 23. Außenfaktoren und Tanzfrequenzen am 28. 9. 1958

Drei Futtertemperaturbereiche. Zwei Futterplätze (W, E) in 385 m Entfernung. Symbole und Dimensionen wie üblich.

Zeitraum	T_I	$\frac{S}{S\%}$	T_A	RF	b	Wind	$\bar{f}_1$	$\bar{f}_1'$	$\bar{f}_2$	$\bar{f}_2'$	$\bar{f}_3$	$\bar{f}_3'$
							(n_1)	(n_1')	(n_2)	(n_2')	(n_3)	(n_3')
							W	E	W	E	W	E
							5—15°		15—30°		30—40°	
10 ¹⁰ —10 ³⁴	33	0,8 95	14	70	723	0,6 NE	6,20 (1)	6,00 (17)	6,09 (11)	6,00 (8)	6,40 (19)	6,42 (23) 6,32 (5)
10 ⁴⁰ —10 ⁵⁴	33	0,9 95	15	60	723	0,6 NE			6,51 (4)	6,51 (8)		
10 ⁵⁶ —11 ⁰⁵	34	0,9 95	16	60	723	0,6 NE			6,23 (5)	6,37 (5)		
11 ¹³ —11 ⁵²	34	0,9 95	17	60	723	0,6 NE	5,91 (1)	6,20 (19)	6,21 (2)		6,55 (13)	6,37 (30)
11 ⁵⁵ —12 ³⁶	34	1,0 95	17	60	723	0,7 NE			6,38 (1)	5,84 (1)		
12 ³⁹ —12 ⁴³	34	0,9 95	18	50	723	0,7 E			6,40 (2)	6,58 (1)		
12 ⁴⁵ —13 ²⁹	34	0,9 95	18	50	723	0,7 E	6,09 (5) 6,39 (4)	6,36 (10)		6,27 (3)	6,59 (4)	6,28 (9) 6,37 (6)
13 ³¹ —14 ¹⁷	34	0,8 95	19	50	722	0,6 E			6,48 (4)	6,01 (3)		
14 ¹⁸ —14 ²⁹	34	0,7 95	19	50	722	0,6 E			6,82 (1)			
14 ³⁵ —14 ⁴⁷	33	0,7 95	19	50	722	0,6 E	5,86 (1) 5,71 (5)	6,39 (3)	5,86 (1)		6,42 (8)	5,88 (2)
14 ⁴⁸ —15 ⁰⁴	34	0,6 95	19	50	722	0,6 E			6,39 (3)	5,86 (1)		
15 ⁰⁴ —15 ¹¹	34	0,5 95	19	60	722	0,6 E			6,34 (17)	5,84 (4)		
15 ¹³ —15 ⁵⁸	34	0,4 95	18	60	722	0,6 E	6,09 (3)	5,81 (4)				
15 ⁵⁹ —16 ¹⁵	33	0,3 95	18	60	722	0,6 E			6,09 (3)	5,81 (4)		
16 ¹⁶ —16 ⁴⁵	33	0,2 95	17	60	722	0,5 E						
16 ⁴⁶ —17 ²⁸	33	0,1 90	16	70	721	0,5 E						
17 ³¹ —17 ⁴⁶	33	0,1 90	15	70	721	0,4 E						
Zusammen	Gruppe West						6,31 (12)		6,30 (53)		6,43 (73)	
	Gruppe Ost							6,08 (51)		6,15 (38)		6,35 (82)

Ausdruck (wenn auch hier eine Gegenüberstellung wegen der unterschiedlichen Verteilung der Tänze nicht ganz exakt ist): $6,31 < 6,43$, $6,08 < 6,35$. Zwischen den Werten bei kalter und warmer Fütterung liegen die Weisungen, die die Bienen nach einem Schluck normal temperierten Zuckerwassers gaben. ($\bar{f}_1$ der Westbienen ist infolge des zweimal sehr raschen Tempos einer Sammlerin etwas zu hoch.)

Über die Realität der festgestellten Schwankungen hat wieder die Statistik zu entscheiden.

Die *paarweise Zuordnung* mit anschließendem zusammenfassendem *t*-Test ist auf das Material am einfachsten anzuwenden. Hierbei reicht es bereits aus, wenn die Außenbedingungen — abgesehen von der entscheidenden Größe T_F — nur jeweils für die beiden Vergleichspartner übereinstimmen. Einige Beispiele habe ich oben aufgeführt. Es resultiert eine gewogene mittlere Differenz von 0,24 Schwl./15 sec, und dazu ein $P=0,001$. Das ist für die geringe Wertezahl nur eines Versuchs ein recht beachtliches Ergebnis.

Ich wollte die Inhomogenität der Daten auch noch mittels *F*-Test prüfen. Hierbei kam mir sehr zustatten, daß der 28. September einen langen Zeitraum ohne wesentliche Änderung der Außenfaktoren aufwies: von 12.39 bis 16.15 Uhr. (Die Strahlung wurde ja bereits als wirkungslos ausgeschieden.) Auf diesen Abschnitt angewandt, genügt nämlich schon eine zweifache statt der umständlicheren mehrfachen Varianzanalyse. Die Differenzen der Tanzgeschwindigkeit können hier ja nur auf 2 Tatsachen beruhen: einerseits auf unterschiedlicher Fütterung, und andererseits auf der „Störgröße“, dem verschiedenen Anflugsort der Bienen. Vergleichsbasis sind die „zufälligen“, individuellen Schwankungen innerhalb einer Sammelgruppe. Das Ergebnis: Eine sachlich begründete Inhomogenität ist sowohl zwischen den Futtertemperaturen als auch zwischen den Futterplätzen wahrscheinlich (Sicherheitsgrenze 0,01 bzw. 0,025, Methode 4, S. 24). Mehr war bei der reduzierten Zahl der Tänze ($N=137$) nicht zu erwarten.

Welches Bild vermitteln nun die übrigen Futtertemperaturversuche? Sie wurden alle im Jahr 1956 durchgeführt. Aus den einschlägigen Protokollen habe ich 477 streng vergleichbare Werte herausgesucht und in Tabelle 24 unter Angabe der wichtigsten Wetterfaktoren zusammengestellt.

Tabelle 24. *Ergebnisse der Futtertemperaturversuche*

Versuchsjahr 1956, Stadtvolk, 2 Futterplätze in 385 m Entfernung. Zuckerlösung 1: 2 mol, 5—15°C; Zuckerlösung 3: 2 mol, 30—40°C.

Versuchs- tag	Futter- platz	T_I °C	T_A °C	RF %	b mm Hg	Wind- richtung	n_1	$\bar{f}_1$ (kalt)	$\bar{f}_3$ (warm)	n_3
20. 9.	W	33	20	65	720	NE	26	6,39	6,42	6
20. 9.	W	33	21	65	720	NE	24	6,25	6,37	6
20. 9.	E	33	21	65	720	NE	21	6,37	6,52	14
20. 9.	W	33	22	65	720	NE	23	6,18	6,56	6
16. 8.	E	34	22	50	716	SSW	34	6,12	6,15	22
20. 9.	E	33	22	60	720	NE	13	6,12	6,48	31
20. 9.	W	33	23	60	720	NE	7	6,28	6,57	6
16. 8.	E	34	23	50	716	SSW	39	6,33	6,41	22
20. 9.	E	33	23	60	720	NE	12	6,06	6,36	13
18. 8.	W	34	25	60	712	WSW	8	6,87	6,87	30
18. 8.	W	34	26	60	712	WSW	25	6,26	6,37	20
17. 8.	E	34	26	50	713	W	14	6,13	5,93	11
17. 8.	W	34	27	50	713	W	10	5,97	6,23	12
17. 8.	E	34	27	50	713	W	4	5,74	6,36	18
Zusammen							260	6,24	6,43	217

Auch wenn man nur kurz die beiden kursiv gedruckten Reihen der Frequenz durchmustert, zeigt sich, daß — bis auf einen Fall (am 17. 8. bei 26° C) — *das wärmere Zuckerwasser die rascheren Tänze auslöste.*

Der *paarweise Vergleich*, der sich als Testmethode anbietet, bestätigt diese Feststellung: die mittlere gewogene Differenz zwischen den Tänzen nach warmer und kalter Fütterung beträgt 0,15 Schw./15 sec und ist gut gesichert ($P=0,005$).

Die *Varianzanalyse* des Gesamtmaterials gibt ebenfalls zu erkennen, daß innerhalb der Tabelle eine echte Inhomogenität besteht. Obwohl für die Frequenzabweichungen zwischen den beiden Temperaturgruppen nur 1 Freiheitsgrad vorhanden ist, liegt das beobachtete $F=13,6$ höher als der im Sinn einer Zufallshypothese größte zulässige Wert 11,1 (Überschreitungswahrscheinlichkeit 0,1%). Der Unterschied zwischen den Klassen ist also hochsignifikant, und damit die Beziehung zwischen Futtertemperatur und Tanzgeschwindigkeit sichergestellt.

Abschließend kann man sagen: Falls am Futterplatz eine kalte Tracht eingeheimst wird, liegt die Frequenz eindeutig tiefer als das „normale“, unter sonst gleichen Umweltbedingungen ermittelte Niveau. Dagegen „beflügelt“ ein Schluck warmen Zuckersirups ganz offensichtlich die Tänze der Bienen.

Der *Einfluß der Futtertemperatur auf die Frequenz ist im Experiment klar erwiesen*. Aber er hat wahrscheinlich auch unter natürlichen Verhältnissen eine gewisse Bedeutung. Dabei dürfte sich allerdings durch Überlagerung meist nur eine geringfügige Verstärkung des T_A -Effektes ergeben, da die Außentemperatur die weitaus größere Wirkung besitzt. Offenbar reicht die aufgenommene Futtermenge nicht aus, um den Energiehaushalt der Sammlerin — sei es durch Erwärmung oder Abkühlung des Körpers, sei es in einer Reaktion der Sinnesorgane — so zu verändern, wie das bei den andern thermischen Faktoren der Fall ist. Eine Erhöhung der Futtertemperatur von etwa 10 auf ca. 35° hat dem Betrag der Tanzbeschleunigung nach (etwa 0,2 Schw./15 sec) die gleiche Wirkung wie ein Anstieg der Luftwärme von 10 auf nur 15°C.

Es ist anzunehmen, daß die „Tanzefolgschaft“, die eine Meldung entgegennimmt, aus den verabreichten Proben die Futtertemperatur nicht mehr erkennen und somit auch nicht mit der veränderten Frequenz „verrechnen“ kann. In der Natur dürften daraus keine Schwierigkeiten in der Verständigung über die Lage einer Trachtquelle entstehen, da die Frequenzschwankungen als Folge eventueller Differenzen zwischen T_A und T_F im Vergleich zum T_A -Einfluß gering sind. (Letzterem unterliegen die neu ausfliegenden Sammlerinnen aber selbst in ähnlicher Weise wie die Tänzerin.) — Anders ist das im Futtertemperaturexperiment. Hier treten bei stark abgeänderter T_F Frequenzänderungen auf, die weit über individuelle Schwankungen und andere von den Neulingen nicht erfaßbare Abweichungen vom „Sollwert“ hinausgehen. Es wäre interessant, in einem „Stufenversuch“ nachzuprüfen, ob unter solchen Umständen tatsächlich einseitige Fehler im Anflug festzustellen sind.

Vielleicht konnte ich am Beispiel der Futtertemperatur zeigen, wieviel einfacher die Verhältnisse zu klären sind, wenn sich wirkliche Experimente anstellen lassen, und man sich nicht nur auf Beobachtungen unter den von der Wetterlage vorgegebenen Bedingungen stützen muß. Auf letztere war ich bei der Untersuchung der nächsten Faktoren wieder allein angewiesen.

3. Luftfeuchtigkeit und Niederschlag

Die unteren Schichten der Atmosphäre enthalten Wasserdampf in stark wechselnder Menge. Diese schwankt je nach Herkunft und Wanderung der betrachteten Luftmasse, sowie in Abhängigkeit von der Temperatur. Der Gehalt läßt sich in verschiedener Weise angeben: Wichtig ist die *absolute Feuchte*, d.h. das in 1 m³ Luft vorhandene Wasser in Gramm. Zahlenmäßig nahezu gleich ist der Dampfdruck dieser Wassermenge. Im allgemeinen besteht ein *Sättigungsdefizit*, d.h. eine *Differenz* zwischen wahren und maximalem Wassergehalt. Diesen Betrag vermag die Luft noch aufzunehmen. Den *Quotient* aus tatsächlich vorgefundener und bei Sättigung vorhandener Wassermenge, ausgedrückt in Prozent, nennt man *relative Feuchte (RF)*.

Verfolgt man die Feuchtigkeit über ein ganzes Jahr, so ist keine sehr deutliche Periodizität zu erkennen. Um so ausgeprägter ist der Tagesgang, besonders in den Kurven der relativen Feuchte. Diese verläuft vielfach geradezu spiegelbildlich zur Außentemperatur. Doch gibt es auch selbständige Schwankungen von *RF*, z.B. bei Frontdurchgang oder langsamem Einsickern fremder Luftmassen.

Die Luftfeuchtigkeit ist nicht nur für die Wettervorgänge von Bedeutung, sondern im Zusammenspiel mit der Temperatur auch für den Energie- und Wasserhaushalt der Lebewesen. An der Wärmeabgabe der Einzelbiene im Flug ist allerdings die Transpiration nur unwesentlich beteiligt, wie ESCH 1960 mitteilt. Im Hinblick auf die Körpertemperatur der Sammlerinnen dürfte also auch der Luftfeuchte nur geringe Bedeutung zukommen. Daß aber das „Klimagefühl“ der Bienen vom Wassergehalt der Luft mitbestimmt wird, zeigen z.B. ihre Reaktionen im Feuchtegefälle (Aufsuchen eines optimalen Bereichs, VERRON 1955), sowie das Verhalten bei zu feuchter Luft im Stock (Fächeln, BÜDEL 1948 u.a.). Beides setzt eine Wahrnehmung der Feuchtigkeit voraus, was auch durch Dressur nachgewiesen werden konnte (M. HERTZ 1935).

Meine Sammlerinnen trafen während der Versuche einen Wasserdampfpartialdruck zwischen 7 und 19 Torr an. Die Werte der relativen Feuchte lagen zwischen etwa 30 % (bei Föhn) und nahezu 100 % (bei Regen und Temperatursturz). Wie wirkten sich nun diese Schwankungen auf die *Tänze* aus?

Die einschlägigen Daten für die Prüfung des Feuchteinflusses habe ich in Tabelle 25, S. 82, zusammengestellt. (Die randlichen, sehr schwach besetzten Felder der Originaltafel mußten aus Raumgründen weggelassen werden.) Neben der Feuchtigkeit sind auch Außentemperatur und Windrichtung im einzelnen berücksichtigt. Bei der Klassifizierung nach den genannten Faktoren achtete ich darauf, daß die Schwankungsbreite der übrigen Größen möglichst eng war. Messungen unter extremen Bedingungen (starke Strahlungsunruhe, rasch fallender oder steigender Luftdruck, böiger Wind über 1,5 m/sec, Stocktemperaturen

unter 30 und über 35° C) wurden von vornherein ausgeschieden. Bei NE-Wind wurden so 1721, bei SW-Wind 640 Tänze der 600 m-Bienen

Tabelle 25. *Tanzfrequenz und Luftfeuchtigkeit*

Ausschnitt aus der Kombinationstafel für relative Feuchte RF (%) und Außentemperatur T_A (°C), unter Angabe der absoluten Feuchte AF (Torr) und des Sättigungsdefizits SD (Torr), sowie der Zahl der verwerteten Tänze n (vgl. Schema links oben!). Versuchsjahr 1958, Futterplatz 600 m.

T_A	$\bar{f}$ (n) AF/SD	a) NE-Wind					b) SW-Wind				
		RF					RF				
		80	70	60	50	40	80	70	60	50	40
17	5,39 (18) 11/3	5,08 (11) 10/4	5,26 (4) 9/6	5,46 (5) 7/7			5,30 (33) 11/3	5,49 (4) 10/4			
18	5,32 (14) 12/3	5,36 (34) 11/5	5,40 (8) 9/6	5,71 (15) 8/8			5,24 (62) 12/3	5,46 (23) 11/5	5,32 (4) 9/6	5,27 (11) 8/8	
19	5,58 (23) 13/3	5,47 (21) 11/5	5,29 (10) 10/6	5,31 (8) 8/8			5,30 (24) 13/3	5,47 (37) 11/5	5,37 (38) 10/6	5,03 (6) 8/8	
20	4,90 (1) 14/4	5,72 (66) 12/5	5,46 (28) 10/7	5,44 (17) 9/9				5,34 (9) 12/5	5,32 (28) 10/7	5,33 (8) 9/9	
21		5,63 (100) 13/5	5,58 (38) 11/7	5,32 (92) 9/9	5,49 (32) 7/11			5,46 (18) 13/5	5,54 (12) 11/7	5,45 (22) 9/9	
22	5,43 (5) 15/4	5,68 (21) 13/6	5,79 (88) 11/8	5,81 (89) 10/10	5,22 (14) 8/11		5,51 (2) 15/4			5,66 (8) 10/10	5,30 (3) 8/11
23	5,53 (13) 17/4	5,70 (25) 14/6	5,76 (40) 12/8	5,90 (110) 10/10	5,44 (8) 8/12		5,87 (2) 17/4	5,79 (4) 14/6	6,00 (6) 12/8		
24	5,68 (10) 18/4	5,66 (11) 15/7	5,78 (57) 13/9	5,88 (101) 11/11	5,90 (10) 9/13			5,46 (3) 15/7	5,56 (17) 13/9		
25		5,51 (14) 16/7	5,39 (19) 14/10	5,87 (65) 12/12	5,91 (34) 9/14			5,67 (17) 16/7	5,81 (24) 14/10	5,52 (42) 12/12	
26		5,78 (14) 17/7	5,64 (11) 15/10	5,97 (54) 12/12	5,95 (13) 10/15					5,53 (32) 12/12	5,33 (15) 10/15
27			5,66 (42) 15/11	5,83 (63) 13/13	5,96 (31) 10/16					5,73 (45) 13/13	5,26 (9) 10/16
28			5,64 (10) 17/11	5,84 (86) 14/14	5,92 (19) 11/17						5,68 (7) 11/17
29				5,70 (33) 15/15	5,98 (40) 12/18				5,57 (4) 18/12	5,93 (2) 15/15	

erfaßt. Die Kombinationsschemata der anderen Windrichtungen sind sehr viel lückenhafter besetzt; infolge der geringen Wertezahl lassen sich dort bei normaler Streuung keine signifikanten Unterschiede feststellen.

Bei der Durchsicht der Tabelle tritt zunächst die schon bekannte Temperaturabhängigkeit hervor: niedrige Tanzgeschwindigkeiten stehen meist in den oberen, hohe in den unteren Zeilen. Auch ein Windeinfluß ist beim Vergleich entsprechender Durchschnitte i. allg. zu erkennen. Schwieriger ist es, für die Feuchte Gesetzmäßigkeiten zu finden. Betrachten wir zuerst die Werte bei *SW-Wind*: Es fällt auf, daß innerhalb jeder Temperaturklasse die Frequenzmaxima (kursiv) bei mittleren Feuchteprozenten, also auch bei mittlerem Wasserdampfpartialdruck und Sättigungsdefizit liegen. „Mittlere Feuchte“ bedeutet schon zwangsläufig in den einzelnen T_A -Zeilen eine verschiedene *RF*-Spalte, da bei Kälte die Luft stets verhältnismäßig feucht, bei Hitze trocken war. Zwischen 17 und 20° C trat die durchschnittlich größte Zahl der Wendungen pro 15 sec bei 70 % *RF* auf. Sowohl höhere wie niedrigere Feuchte führten hier zu langsameren Tänzen. Zwischen 21 und 25° C war das Tempo bei 60 % *RF* etwas beschleunigt, und bei 26 bzw. 27° tanzten die Sammlerinnen dann am raschesten, wenn die Luft 50 % relative Feuchte aufwies.

Der linke Teil der Tabelle 25, der die Messungen bei *NE-Wind* darstellt, bietet ein etwas anderes Bild: Unterhalb 21° schwankt die Tanzgeschwindigkeit offenbar völlig regellos. Ab 22° scheint jedoch auch hier ein optimaler Feuchtebereich vorhanden zu sein, in dem die Frequenz am stärksten gesteigert ist. Die Höchstwerte findet man allerdings stets bei geringerer Luftfeuchte, als dies bei *SW-Wind* der Fall war: so für 22 und 23° bei 50 %, zwischen 24 und 29° bei 40 % *RF*. Ob die randliche Lage der Maxima in der letztgenannten Zone auch im Sinn eines Feuchteoptimums zu deuten ist, oder ob ein grundsätzlicher Unterschied zu den tieferen Temperaturen besteht, indem etwa bei weiter zunehmender Trockenheit und anhaltendem *NE-Wind* noch schneller getanzt wird, läßt sich nicht entscheiden, da für 30 % *RF* keine Beobachtungen vorliegen. Innerhalb der tatsächlich aufgetretenen Kombinationen jedenfalls verlangsamt hohe Feuchte die Tänze bei gleichzeitig hoher Temperatur, während die Bienen nach einem Flug bei trockener Luft ein rascheres Tempo einschlagen.

Ähnlich liegen die Verhältnisse für 385 und 900 m. Auch dort fehlt bei Kälte eine systematische Änderung des Tanzrhythmus mit der Feuchte. In der Zone zwischen 21 und 25° treten überdurchschnittliche Frequenzwerte bei mittleren Feuchtegraden auf, selbst wenn Messungen bei größerer Trockenheit vorhanden sind. *Oberhalb 25° wächst die Tanzgeschwindigkeit bei allen Entfernungen mit abnehmender Luftfeuchtigkeit.* Das geht aus Abb. 28 klar hervor.

Die großen Unregelmäßigkeiten und Schwankungen zwingen zu einer sehr kritischen Beurteilung des Befunds. Durch die offenbar verschiedene Wirkung der Feuchte in den einzelnen Temperaturbereichen und das Fehlen vieler T_A/RF -Kombinationen wird aber die statistische Analyse

sehr erschwert. Eine Mittelbildung über ganze Feuchteklassen hinweg ist wegen der ungleichmäßigen Verteilung der Beobachtungen nicht zulässig.

Ein Vergleich derart gewonnener Durchschnitte täuscht infolge der Korrelation zur Außentemperatur eine Feuchteabhängigkeit nur vor. So würde sich z.B. bei der Summierung innerhalb verschiedener Zonen des Sättigungsdefizits SD folgende Reihe ergeben: SD 1—3 Torr: $f=5,39$ Schw./15 sec; SD 4—6: 5,40; SD 7—9: 5,58; SD 10—12: 5,66; SD 13—15: 5,86; SD 16—18 Torr: $f=5,95$ Schw./15 sec. Da die höchsten SD -Werte nur bei höchster Luftwärme auftraten, ist der an und für sich deutliche Frequenzanstieg lediglich eine Bestätigung der Temperaturwirkung!

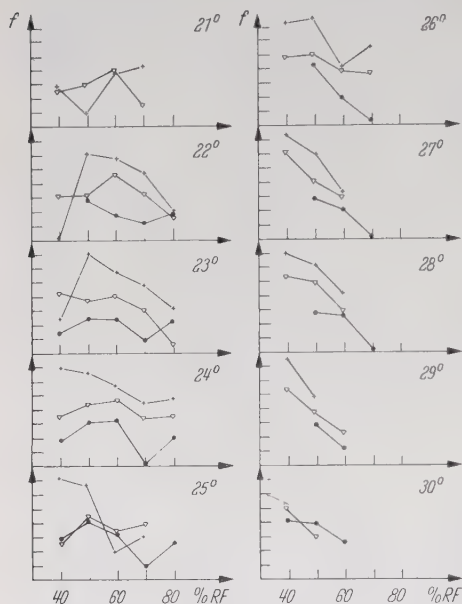


Abb. 28. Beziehung zwischen Tanzfrequenz f und relativer Feuchte RF , dargestellt unter Berücksichtigung der Außentemperatur ($21-30^{\circ}\text{C}$) bei konstanter Windrichtung (NE)

Entfernung	385 m	600 m	900 m	
Versuchsjahr	—●— 1957	—+— 1958	—▽— 1958	
Höhe der Grundlinie	6,4	5,2	4,5	Schw./15 sec
Einheit der Ordinate	0,1	0,1	0,1	Schw./15 sec

17—20° C (50—80% RF) sowie 24—26° C (40—70% RF) durch, jeweils bei konstantem Wind und Futterplatzdistanzen von 600, 900 und 1250 m.

Das Ergebnis bekräftigt den schon anhand von Tabelle 25 und Abb. 28 gewonnenen Eindruck: Vergleicht man die Abweichungen der Tanzgeschwindigkeit zwischen den einzelnen Tabellenfeldern mit der „Zufallsstreuung“ innerhalb der Unterklassen, so sind sie für alle Temperaturzonen und Entfernungen gut ($P<0,01$), meist sogar sehr gut ($P<0,0027$) gesichert.

Die Prüfverfahren dürfen also nur auf schmale und möglichst gleichmäßig besetzte Streifen angewandt werden. Ich führte Streuungserlegungen mit Homogenitätstest für die Zonen

Worauf beruht diese Inhomogenität? Die weitere Analyse zeigt, daß bei Temperaturen unter 20°C die Hauptursache die Luftwärme ist. In der Zone zwischen 24 und 26° , die stellvertretend für den oberen Temperaturbereich geprüft wurde, beruhen die Divergenzen zwischen den Tabellenfeldern hingegen nicht auf temperaturbedingten Frequenzänderungen. Da nur eine schmale Spanne im Gebiet des flachsten Anstiegs der Beziehungslinie herausgegriffen wurde, ist eine eindrucksvolle Wirkung der Temperatur hier auch nicht zu erwarten. Doch ist das Material in bezug auf die Luftfeuchte deutlich inhomogen: die Varianz „innerhalb T_A zwischen RF “ ist bei allen untersuchten Entfernungen (600, 900 und 1250 m) signifikant größer als die Restvarianz „innerhalb T_A innerhalb RF “, d. h. innerhalb der Untergruppen mit gleicher Faktorkombination ($P < 0,01$). Bei den Flugweiten 600 und 900 m sind darüber hinaus die Differenzen „zwischen RF “ durchgehend für die ganze Temperaturzone gesichert. Bei höherer Außentemperatur kann also ein Teil der Variabilität der Tänze auf Feuchteunterschiede zurückgeführt werden.

Ob die relative oder absolute Feuchte bzw. das Sättigungsdefizit der Luft die beste Relation zu den Frequenzänderungen aufweist, ist eine weitere Frage. Das Sättigungsdefizit SD wächst sowohl mit abnehmender relativer Feuchte wie mit steigender Temperatur. Da dies ähnlich auch für die Tanzgeschwindigkeit, wenigstens in einem gewissen Bereich der Tabelle 25 der Fall ist, kann man prüfen, ob nicht etwa statt RF und T_A zusammen SD allein das Frequenzniveau bestimmt. Durch den Zusammenhang zwischen Sättigungsdefizit, Verdunstung und Körpertemperatur wäre dies durchaus denkbar. (Siehe aber S. 81!) Vergleicht man jedoch die Entfernungsangaben etwa bei $17^{\circ}/70\%$ mit denen bei $22\text{--}24^{\circ}/80\%$, oder die Weisungen bei $17\text{--}19^{\circ}/60\%$ mit denen bei $22\text{--}23^{\circ}/70\%$, so zeigt sich, daß trotz übereinstimmendem SD beträchtliche Frequenzunterschiede vorhanden sind. Schon ganz abgesehen davon, daß die Annahme einer Beschleunigung des Tanztempos mit zunehmender Trockenheit höchstens bei Hitze zutrifft, können also die temperatur- und feuchtebedingten Frequenzschwankungen nicht auf eine Beziehung allein zum Sättigungsdefizit reduziert werden.

Zu einem durchgehenden, d. h. für alle Temperaturen gültigen Zusammenhang kommt man mit keinem der 3 Feuchtigkeitsmaße. Unter der Voraussetzung, daß in jedem Temperaturbereich ein Feuchteoptimum vorhanden ist, ist aber die Kenntnis des absoluten Wassergehalts der Luft recht brauchbar: Das Optimum läßt sich mit seiner Hilfe einfach erfassen, falls es sich, wie in Tabelle 25 teilweise verwirklicht, diagonal durch die T_A/RF -Kombinationstafel von niedriger Temperatur und großer Feuchte zu hoher Temperatur und geringer relativer Feuchte hinzieht. Für NE-Wind liegen die optimalen, frequenzsteigernden Bedingungen z. B. zwischen 8 und $13\text{ g H}_2\text{O/m}^3$. Doch ist das nur eine grobe Angabe — vor allem bei niedriger Temperatur ist fast das ganze Feuchtespektrum darin unterzubringen. Möglicherweise ist gerade so das schwankende Tanzverhalten der Bienen bei geringer Luftwärme zu erklären. (Die Hypothese eines Feuchteoptimums wird nicht dadurch widerlegt, daß über 24°C die Frequenzmaxima bei NE-Wind am Rand der Tabelle 25 liegen. Es fehlen lediglich Beobachtungen bei noch trockenerer Luft!)

Mehrfach traten während der Versuche auch Niederschläge in Form von Nieseln, Schauer oder Regen auf. Waren die Wetteränderungen

sehr kraß, vor allem im Zusammenhang mit einem aufziehenden Gewitter, so wurden Flug und Tänze meist schon vorher eingestellt. Dies gilt besonders für die Fernsammlerinnen und für Bienen, die erst kurz an einer bestimmten Futterstelle verkehrten. Hier konnte ich also nichts erkennen. Anders aber, wenn bei warmer Witterung der Himmel schon geraume Zeit bedeckt war und der Regen nicht allzu heftig einsetzte; oder aber, wenn die Bewölkung aufgelockert und ein Schauer offensichtlich nur vorübergehend war: Falls die Trachtquelle dann nicht zu weit ablag und die Bienen sich bereits eine Weile eingeflogen hatten, dauerte die Sammeltätigkeit trotz der Behinderung fort, und ich konnte eine ganze Anzahl von Weisungen während der Niederschläge abstoppen.

Die beobachteten Tänze sind dabei in der Regel kürzer als zuvor. Doch gibt es auch Ausnahmen: in meiner Sammelschar am 900 m-Futterplatz hatte ich im Juli 1958, sowie im August desselben Jahres, zwei gezeichnete Bienen, die noch bei strömendem Regen hartnäckig und meist als einzige Zuckerwasser transportierten. Ja, sie forderten unter diesen Bedingungen sogar besonders ausgiebig und anhaltend Verstärkung an. Man ist versucht, diese Bienen als „spezialisierte Regentänzerinnen“ zu bezeichnen. Doch dürfte wegen der Beziehung zwischen Trachtangebot, Abnahmezeit und Tanzfreudigkeit die Formulierung „Regensammlerinnen“ den primären Tatbestand genauer treffen. — Was die Frequenzen betrifft, die ich nach einem Ausflug bei Regen ermittelte, so zeigte sich weder im Tagesgang eine deutliche Änderung (vgl. die Darstellung des 9. 8. 1957 auf S. 38f.), noch erbrachte ein Vergleich mit dem Gesamtdurchschnitt der entsprechenden Faktorkombination (T_A —Wind— T_I) gesicherte Abweichungen. In Tabelle 26 sind als Beleg die Werte der stärkst besetzten Klassen für 900 und 1250 m zusammengestellt.

Tabelle 26. *Gegenüberstellung von Tänzen nach Flügen mit bzw. ohne Niederschlag*
Versuchsjahr 1958, Forstenrieder Park

Futterplatz	T_A °C	Wind	T_I °C	Frequenz f , Streuung s_f und Wertezahl n	
				bei Regen	ohne Regen
900 m	19	W	32	$4,58 \pm 0,07$ (16)	$4,58 \pm 0,06$ (44)
	20	W	33	$4,80 \pm 0,08$ (17)	$4,68 \pm 0,03$ (140)
	20	SW	33	$4,57 \pm 0,04$ (12)	$4,61 \pm 0,03$ (61)
	24	W	33	$4,76 \pm 0,04$ (24)	$4,77 \pm 0,04$ (131)
1250 m	18	SW	32	$4,03 \pm 0,10$ (5)	$4,08 \pm 0,04$ (102)
	20	SW	33	$4,14 \pm 0,05$ (24)	$4,15 \pm 0,02$ (72)
	24	W	33	$4,25 \pm 0,02$ (44)	$4,30 \pm 0,02$ (270)

Auf einfachen Nenner gebracht ergaben die Untersuchungen also folgendes: Während Niederschläge für die Entfernungsangaben nicht entscheidend sind, ist ein gewisser, wenn auch nicht einheitlich durch-

gehender *Feuchteeinfluß auf die Tanzfrequenz vorhanden*. Bei bestimmten Feuchtegraden ist stets eine Beschleunigung des Rhythmus zu erkennen. Dieser Bereich liegt für Temperaturen über 25° C, wo die Verhältnisse am klarsten sind, bei sehr trockener Luft. Dagegen wird bei gleichzeitig hohen Werten von T_A und RF , also unter Bedingungen, die wir als „schwül“ kennzeichnen, signifikant langsamer getanzt als im vorigen Fall. — So findet nachträglich das oft erstaunlich niedrige Tempo an schwülwarmen Sommertagen, auf das ich beim Jahresrhythmus hinwies, eine Erklärung.

4. Luftdruck und barometrische Tendenz

Der Druck B der Luftsäule, welcher über einer bestimmten Stelle lastet, wechselt je nach Ort und Zeit der Beobachtung.

Räumlich ist eine Abnahme des Luftdrucks mit zunehmender Höhe zu verzeichnen, sowie Änderungen in horizontaler Richtung im Zusammenhang mit Hoch- und Tiefdruckgebieten. Viel gewichtiger als jene räumlichen sind die *zeitlichen* Luftdruckunterschiede, und zwar besonders ausgeprägt die unperiodischen Schwankungen im Zusammenhang mit der Wanderung der Zyklonen und Antizyklonen. So traten im Laufe meiner Versuche Luftdruckwerte zwischen 940 und 970 mb auf (1 mb $\approx$ 0,75 Torr = mm Hg). Druckbewegungen von 1—2 mb/Std im positiven oder negativen Sinn waren nicht selten. Da „Hoch“ und „Tief“ relative Begriffe sind, ist die Art der Druckänderung, die *barometrische Tendenz*, von ganz besonderer Bedeutung.

Ich suchte zunächst nach einer Beziehung zwischen Tanztempo und *absoluter Höhe des Luftdrucks*.

Da mit dem Durchzug von Hoch- und speziell von Tiefdruckgebieten fast alle markanten Wettererscheinungen verbunden sind, ist bei der Prüfung eines Druckeinflusses besonders sorgfältig darauf zu achten, daß vor der eigentlichen Auswertung die Änderungen der anderen Faktoren eliminiert sind. Der hierzu nötigen Aufsplitterung des Beobachtungsmaterials sind natürlich Grenzen gesetzt — es können nur die wichtigsten, bei weitem aber nicht alle denkbaren Störungsquellen ausgeschaltet werden.

Ich habe eine große Kombinationstafel angelegt, in welcher neben der Innen- die Außentemperatur berücksichtigt wurde (Klassenbreite jeweils 1° C), ferner die relative Feuchte (Klassenbreite 10%), sowie die Windverhältnisse. Dabei zog ich die 3 stärkst besetzten Richtungen, nämlich NE, SW und W heran, und unterteilte die auftretenden Windgeschwindigkeiten in Gruppen zu 0,25 m/sec. Die Drucktendenzen wurden in „fallend“ ($\searrow$), „gleichbleibend“ (=) und „steigend“ ($\nearrow$) gegliedert, die Absolutwerte des Luftdrucks von 1 mb zu 1 mb gestaffelt. In dieses äußerst umfangreiche Schema trug ich anhand der Tanzkartei die entsprechenden Frequenzwerte ein. Eine vollständige Besetzung war bei der weitgehenden Aufspaltung auch nicht annähernd zu erreichen.

Das einzige Verfahren, mit dem sich eventuelle Unterschiede dennoch statistisch erfassen lassen, ist wieder der *paarweise Vergleich*. Dieser erfordert keine durchgehende Konstanz der Faktoren. Trotzdem ist jeweils zwischen den Partnern die Bedingung strenger Vergleichbarkeit (bis auf die Prüfgröße B) erfüllt. Wegen des wechselnden Umfangs der Messungen — 1 bis 35 Tänze pro Tabellenfeld — ist der Variante mit gewogenen Differenzen der Vorzug zu geben. Ich konnte mit Hilfe der Kombinationstafel 943 Tänze der 600 m-Bienen (sowie 1400 Werte von 900 m und 855 Tänze von 1250 m) zusammenstellen, welche hinsichtlich des Luftdrucks um mindestens 4 mb auseinanderlagen, sonst aber identische Flugbedingungen aufwiesen. Von den 104 Vergleichspaaren, die ich für die Futterplatzdistanz von 900 m erhielt, bringt Tabelle 27 einen kleinen aber typischen Ausschnitt ($T_A = 20^\circ \text{C}$). Dieselbe Anordnung umfaßt bei 600 m 81, bei 1250 m 103 Vergleichspaare.

Tabelle 27. *Tanzfrequenz und Luftdruck*

Gegenüberstellung von Tanzdurchschnitten ($\bar{f}$) nach Flügen bei hohem (B_1) bzw. niedrigem (B_2) Druck, unter sonst vergleichbaren Umweltbedingungen. $\Delta B \geq 4$ mb. Ausschnitt für $T_A = 20^\circ \text{C}$. (Symbole und Dimensionen siehe Anhang!) Versuchsjahr 1958, Futterplatz 900 m.

T_A	T_I	RF	Wind	B_1	B_2	n_1	n_2	$\bar{f}_1$	$\bar{f}_2$	$\Delta \bar{f}$
33	20	60	NE 0,4	961 ↘	956 ↘	7	8	4,73	4,78	—0,05
33	20	60	NE 0,4	956 ↘	944 ↘	8	4	4,78	4,62	+0,16
33	20	70	NE 0,6	961 ↘	943 ↘	6	9	4,64	4,60	+0,04
33	20	70	NE 0,6	958 ↗	953 ↗	4	1	4,71	4,75	—0,04
33	20	70	NE 0,9	962 ↘	941 ↘	13	3	4,87	4,85	+0,02
33	20	70	NE 0,9	961 ↘	941 ↘	8	3	4,79	4,85	—0,06
33	20	70	NE 0,9	958 ↗	954 ↗	6	18	4,86	4,75	+0,11
33	20	70	NE 0,9	958 ↗	951 ↗	6	3	4,86	5,17	—0,31
32	20	70	NE 1,1	958 ↗	953 ↗	2	2	4,62	5,01	—0,39
33	20	70	NE 1,1	958 ↘	941 ↘	4	3	4,67	4,85	—0,18
32	20	60	SW 1,1	956 =	952 =	10	4	4,49	4,58	—0,09
32	20	60	SW 1,1	952 =	947 =	4	3	4,58	4,70	—0,12
33	20	70	W 0,9	955 ↘	947 ↘	4	3	4,65	4,79	—0,14
33	20	60	W 0,9	955 ↘	947 ↘	11	28	4,82	4,65	+0,17
32	20	70	W 1,1	955 ↗	951 ↗	3	2	4,68	4,98	—0,30
32	20	70	W 1,1	951 ↗	942 ↗	2	2	4,98	4,62	+0,36

Am Beispiel der Tabelle 27 ist deutlich zu erkennen, daß die Tanzgeschwindigkeit offenbar regellos einmal bei hohem, einmal bei niedrigem Druck gesteigert ist. Daher fällt der Unterschied $\bar{f}_1 - \bar{f}_2$ teils positiv, teils negativ aus. Die gewogene Differenz über *alle* Paare beträgt bei 600 m +0,119, bei 900 m +0,005, und bei 1250 m —0,003 Schw./15 sec. Der zusammenfassende t -Test ergibt für diese Abweichungen in gleicher Reihenfolge P -Werte von 0,01, 0,79 und 0,87. Nur

die 600 m-Sammlerinnen haben also bei hohem Barometerstand etwas schneller getanzt. Da der Grad der Sicherung nicht sehr groß ist, möchte ich dies jedoch eher einer Korrelation zu einem nicht beachteten Faktor zuschreiben, als einer echten Druckwirkung. Auch das über χ^2 ermittelte Gesamturteil für alle geprüften Entfernungen ($P > 0,12$) spricht gegen eine überzufällige Abweichung der Frequenzen. Ein *Einfluß der absoluten Höhe des Luftdrucks auf das Tanztempo* läßt sich demnach anhand der vorliegenden Messungen *nicht nachweisen*.

Von meteorologischer Sicht her scheint dieses Ergebnis recht plausibel. Hoch und tief sind ja relative Begriffe. Der Barometerstand kann während einer schwach ausgeprägten Hochdrucklage u. U. niedriger sein als zu anderer Zeit innerhalb eines Tiefs. Selbst wenn der Tanzrhythmus doch von zyklonalen und antizyklonalen Lagen abhängig sein sollte, wäre dies also bei mittleren Drucken (und darum handelte es sich meistens bei beiden Vergleichspartnern) infolge Überlagerung entgegengesetzter Einflüsse gar nicht zu erkennen.

Sehr viele meteorologische und bioklimatische Phänomene sind weniger an ein Druckniveau als an eine bestimmte Art der Druckänderung gebunden. Während z. B. ein *niedriger* Barometerstand ein Tief nicht hinreichend charakterisiert, ist Druckfall ein eindeutiger Hinweis auf die Annäherung einer Depression mit all ihren charakteristischen Begleiterscheinungen. Aus diesem Grund schien es lohnend, noch die Beziehung der Tanzgeschwindigkeit zur *barometrischen Tendenz* zu prüfen.

Ausgangspunkt für die Berechnungen war eine paarweise Zuordnung, zu der ich die entsprechenden Werte mit Hilfe der Tanzkartei zusammenstellte.

Leider ließen sich innerhalb der Messungen bei starken Druckschwankungen (> 1 mb/Std), wie sie gelegentlich im Laufe von Frontdurchgängen registriert wurden, keinerlei Vergleiche ziehen. Kräftiger Druckfall trat meist zusammen mit Nordostwind auf; während der seltenen Beobachtungen bei raschem Druckanstieg herrschte dagegen stets Westwind.

Auch bei „normalen“ Druckänderungen — dazu zählte ich solche, die mindestens 0,25 mb/Std betragen — war es schwer, geeignete Frequenzdurchschnitte zu entdecken. Immerhin fand ich für jede der 3 Futterplatzentfernungen rund 40 Wertepaare, die sich durch deutlich verschiedene barometrische Tendenz auszeichneten, im übrigen aber eine weitgehend übereinstimmende Faktorenkombination aufwiesen. Geringfügige Abweichungen der Flugbedingungen sind nie ganz auszuschließen. Bei den genannten Vergleichspaaren liegen sie hinsichtlich T_I und T_A unter 10°C , bezüglich RF unter 10%, sowie unter 45° bzw. 0,2 m/sec für den Wind. Bei der absoluten Druckhöhe hielt ich eine Schwankung von 2 mb für tragbar, weil sie ebenfalls gegenüber den möglichen Divergenzen unbedeutend ist.

Tabelle 28 (S. 90) gibt einen Überblick über die Verhältnisse in den Temperaturzonen 20 und 21°C . (Die anderen Klassen zeigen ein ähnliches Bild.) Links sind wie üblich die Umweltfaktoren, rechts die Frequenzdurchschnitte aufgeführt, letztere innerhalb der einzelnen Flugweiten in Reihen steigender ($\nearrow$) bzw. fallender ($\searrow$) Luftdrucktendenz

Tabelle 28. *Tanzfrequenz und barometrische Tendenz*Zusammenstellung vergleichbarer Werte bei steigendem ($\nearrow$) und fallendem ($\searrow$) Druck. Versuchsjahr 1958, Parkvolk.

T_I	RF	B	Wind	600 m			900 m			1250 m		
				$\bar{f}_{\nearrow}$ (n)	$\bar{f}_{\searrow}$ (n)	$\Delta \bar{f}$	$\bar{f}_{\nearrow}$ (n)	$\bar{f}_{\searrow}$ (n)	$\Delta \bar{f}$	$\bar{f}_{\nearrow}$ (n)	$\bar{f}_{\searrow}$ (n)	$\Delta \bar{f}$
<i>A. Ausschnitt für $T_A = 20^\circ C$</i>												
32	60	959	NE	5,71 (2)	5,14 (6)	+	4,71 (4)	4,64 (6)	+			
33	60	959	NE	5,54 (3)	5,10 (13)	+	4,85 (6)	4,84 (21)	+			
33	70	958	NE	6,01 (3)	5,66 (3)	+	4,62 (2)	4,67 (4)	—	4,57 (4)	4,29 (2)	+
32	60	950	NE	5,76 (4)	5,75 (5)	+				4,37 (2)	4,63 (1)	—
32	60	955	N	0,9			4,75 (18)	4,46 (12)	+			
<i>B. Ausschnitt für $T_A = 21^\circ C$</i>												
32	50	957	NE	6,01 (2)	5,57 (19)	+	5,40 (2)	4,77 (23)	+	4,51 (1)	4,26 (21)	+
32	60	956	NE	5,77 (4)	5,03 (1)	+						
33	50	958	NE	5,59 (4)	5,35 (5)	+	4,87 (9)	4,80 (12)	+	4,59 (6)	4,21 (6)	+
33	60	955	NE	5,75 (5)	5,56 (2)	+	4,87 (6)	4,71 (8)	+	4,39 (4)	4,40 (3)	—
33	60	958	NE	5,95 (7)	5,59 (7)	+	5,13 (3)	4,80 (7)	+	4,55 (5)	4,26 (5)	+
33	60	950	NE	5,75 (5)	5,36 (7)	+	4,80 (4)	4,81 (2)	—	4,58 (5)	4,34 (2)	+
32	60	955	NE	5,66 (4)	5,32 (6)	+	4,60 (1)	4,72 (6)	—			
32	70	953	NE	5,80 (17)	5,81 (2)	—	4,80 (9)	5,13 (3)	—	4,41 (17)	4,43 (5)	—
32	70	946	W	5,95 (1)	5,20 (4)	+	4,87 (4)	4,43 (2)	+	4,32 (4)	4,51 (2)	—
32	70	948	W	1,1			4,95 (3)	4,87 (5)	+	4,16 (3)	4,38 (7)	—
32	60	952	SW	5,57 (2)	5,24 (2)	+	4,58 (5)	5,56 (1)	—	4,03 (4)	4,09 (3)	—
33	80	955	SW	1,3			4,85 (2)	4,36 (3)	+	3,98 (4)	3,89 (2)	+
32	50	952	SW	4,87 (1)	5,17 (2)	—	4,51 (4)	4,51 (1)	$\pm$	4,25 (3)	4,08 (3)	+
32	50	952	SW	5,36 (3)	5,60 (7)	—	4,65 (10)	4,60 (8)	+	4,24 (4)	4,33 (3)	—
31	80	955	SW	1,8			4,85 (7)	4,65 (2)	+	4,03 (11)	4,34 (5)	—
31	50	951	SW	5,53 (5)	5,87 (2)		4,82 (4)	4,74 (3)	+	4,14 (6)	4,09 (3)	+

geordnet. Eine weitere Spalte vermerkt, ob der Unterschied zwischen den Tanzgeschwindigkeiten $\bar{f}_A - \bar{f}_B$ positiv oder negativ ist.

Recht eindrucksvoll ist die lange Folge der Pluszeichen in der Rubrik der 600 m-Bienen. (Daß die entgegengesetzte Signatur bei SW-Wind gehäuft vorkommt, ist rein zufällig und gilt nur für den Tabellenausschnitt.) Von insgesamt 47 Vergleichspaaren liegt in 35 Fällen (74%) das Tanztempo bei steigender Tendenz höher. — Bei einer Futterplatzentfernung von 900 m ist das Ergebnis nicht mehr ganz so deutlich: von 38 Differenzen sind noch 26 positiv — der prozentuale Anteil ist auf 68 gesunken. — Die Fernsammlerinnen schließlich tanzten genau in der Hälfte der Fälle, nämlich 20mal, bei steigendem Druck rascher, ebensooft aber langsamer.

Diese Feststellung ist noch nicht entscheidend. Bei genauerer Prüfung muß die Größe der Abweichungen und deren Gewicht (ermittelt aus dem jeweiligen Umfang der Messungen) berücksichtigt werden. So erhält man für die 3 Flugstrecken gewogene mittlere Differenzen des Tanztempos von 0,20 Schw./15 sec (600 m), bzw. 0,07 (900 m) und 0,01 (1250 m). Hierzu gehören nach *t*-Test und Tafeln von PÄTAU Überschreitungswahrscheinlichkeiten von <0,0002, bzw. 0,01 und 0,6, also für die einzelnen Sammelgruppen sehr unterschiedliche Werte.

Versucht man das Ergebnis in Worte zu fassen, so ist zunächst festzuhalten, daß die Reaktion der Bienen auf Druckänderungen deutlich *abgestuft* ist. Im Durchschnitt fielen zwar bei allen Entfernungen die Unterschiede ihrem Vorzeichen nach *einheitlich* aus, nämlich im Sinn einer *Frequenzerhöhung bei steigender barometrischer Tendenz*, also i. allg. bei Kaltfrontdurchgang oder Annäherung eines Hochdruckgebiets. Doch ist das Ausmaß der Differenz sowie deren statistische Sicherung sehr verschieden:

Bei 600 m wurde bei zunehmendem Druck signifikant schneller getanzt. (Nur in etwa 1 von 10000 Fällen könnte dasselbe Resultat auch durch Zufall zustande kommen.)

Ob die Frequenz „infolge“ oder „in Zusammenhang mit“ der barometrischen Tendenz wechselt, wird sich besonders hier beim Druck nie restlos klären lassen, auch wenn noch zusätzliche Größen berücksichtigt werden. Druckänderungen sind ja Symptome weitreichender sonstiger Schwankungen — daher ist nie mit Sicherheit auszuschließen, daß ein Phänomen durch andere nicht erfaßte Faktoren nur vorgetäuscht oder möglicherweise auch verdeckt wird. Eine noch so ausgeprägte Korrelation beweist keine kausale Verknüpfung, sondern bringt lediglich eine mehr oder weniger große Wahrscheinlichkeit für eine ursächliche Beziehung.

Bis zu der Futterplatzdistanz 1250 m (so weit erstreckten sich die Versuche) nimmt der Unterschied zwischen den Tanzgeschwindigkeiten bei steigender bzw. fallender Tendenz stärker ab als die mittlere Streuung der Werte — daher ist für diese Entfernung Signifikanz nicht mehr nachzuweisen. Würde man die gemessenen Daten mehrmals willkürlich

in 2 Klassen einreihen, so würde sich zwischen diesen rein durch Zufall etwa bei jeder zweiten Gruppierung eine ebenso hohe Differenz ergeben, wie bei der Anordnung nach dem Druck. Es besteht hier also keine Veranlassung, eine Abhängigkeit des Tanztempos von der Drucktendenz anzunehmen.

Worauf die Unterschiede im Tanzverhalten der Kurz- und Langstreckenflieger beruhen, deren statistische Realität bei meinem Material außer Frage steht, läßt sich leider nicht feststellen. Die Ergebnisse für 600 und 1250 m schließen sich zwar gegenseitig nicht aus, doch fehlt für eine derart abgestufte Reaktion vorerst eine einleuchtende Erklärung. Eine Fernsammlerin, die den Weg zum Futterplatz z. B. bei steigendem Druck zurücklegt, ist während ihres Flugs den Änderungen ja viel länger ausgesetzt als eine 600 m-Biene; warum sollte gerade sie weniger darauf ansprechen?

Eine Entscheidung darüber, ob evtl. eine der beiden genannten Aussagen für sämtliche Flugzeiten verallgemeinert werden darf, und gegebenenfalls welche, kann ich anhand der vorliegenden Daten nicht treffen. Diese Frage bedarf weiterer Nachprüfung.

5. Die Windverhältnisse

Der Wind ist eine vektorielle Größe. — Während meiner Versuche herrschte in über $\frac{1}{3}$ aller Fälle Wind aus *Richtung* Nordost. Zusammen etwa ein weiteres Drittel der Messungen wurde bei südwestlicher und westlicher Strömung gewonnen, wobei gleichzeitig die Außentemperaturen im Durchschnitt etwas niedriger lagen als bei entgegengesetzter Windrichtung. Diese Tatsache war bereits bei der Analyse des T_A -Einflusses zu berücksichtigen.

Die Windstärke, d. h. die *Geschwindigkeit* der Luftbewegung (V) hängt in erster Linie vom Druckgefälle ab: je größer die Gegensätze auf bestimmte Entfernung, desto stürmischer verläuft der Ausgleich. Gewichtige Unterschiede ergeben sich allerdings aus der Höhe, in der die Strömung gemessen wird. Der Untergrund übt eine Bremswirkung auf die Luft aus, so daß sich deren Bewegung mit Annäherung an den Boden verlangsamt. Der Gradient ist in den untersten Schichten am größten. Die Windgeschwindigkeiten verhalten sich etwa wie die 4. Wurzeln aus der Höhe (GEIGER 1961). Das Schalenkreuzanemometer befand sich bei meinen Versuchen 2 m über dem Untergrund. 30 m über dem Instrument herrschte also die doppelte Windstärke und 8 m oberhalb, also in 10 m Abstand vom Boden waren noch immer Werte zu erwarten, die um die Hälfte größer waren, als aus den Ablesungen hervorging. Es leuchtet ein, daß die Genauigkeit der Ergebnisse bei der Zuordnung von Windgeschwindigkeit und Tanzrhythmus weitgehend davon abhängt, wie präzise die jeweilige Flugbahn der Bienen bekannt ist. Leider läßt sich aber, besonders bei großen Futterplatzdistanzen, die *Flughöhe* nur grob umreißen. Schon die Angaben in der Literatur schwanken zwischen „2 m“ und „sehr hoch“ (BETHE 1898, v. FRISCH u. LINDAUER 1955, BOCH 1956, BEUTLER 1954 — dort weitere Zitate). In Übereinstimmung mit den genannten Autoren stellte ich fest, daß sich die „Bienenstraße“ in sehr wechselnder Höhe befindet — je nach den zu überwindenden Hindernissen, nach Entfernung und Lage der angefliegenen Nahrungsquelle und nicht zuletzt nach den Windverhältnissen. 3–6 m bei den Parkvolkversuchen sind nur ein ungefährer Anhaltspunkt. Fernsammlerinnen erheben sich

höher in die Luft als Arbeiterinnen, die einem nahen Ziel zustreben. Den geschilderten Windgradienten nützen die Bienen sehr geschickt, indem sie bei starkem Gegenwind niedriger fliegen und auf diese Weise Kraft und Proviant sparen. Das hat bereits PLINIUS beobachtet, wie ARMBRUSTER und KLEK berichten. Wehte eine besonders heftige Brise, so wurden auch größere Strecken rein im Tiefflug, z.T. dicht am Boden zurückgelegt. Bei solcher Gelegenheit gelang es mir mehrfach, mit dem Fahrrad Bienen längs des ganzen Wegs bis zur Futterstelle zu „begleiten“: sie blieben stets in Sichthöhe, waren aber oft auch bloß $\frac{1}{2}$ —1 m vom Untergrund entfernt. Mit unbewaffnetem Auge und mittels Feldstecher versuchte ich immer wieder die Flughöhe der Sammlerinnen festzustellen — doch konnten dies stets nur Stichproben sein und infolge der großen Variationsbreite waren im Einzelfall selten genauere Werte bekannt.

Die Höhe, in der ein Flug stattgefunden hatte, stellt also ein Unsicherheitsmoment dar, welches methodisch nicht auszuschalten war. Doch war es nicht das einzige. Denn zu den besonderen Charakteristika des Bodenwinds gehört — neben der geringeren Geschwindigkeit — seine große *Böigkeit*. Darunter versteht man unregelmäßige Schwankungen in der Richtung und vor allem in der Stärke der Luftbewegung. Diese Unruhe reicht nach GEIGER etwa vom 0,2fachen bis nahezu zum doppelten Wert der mittleren Windgeschwindigkeit. So ist auch zu verstehen, daß die Daten, die aus der Umdrehungszahl des Schalenkreuzes errechnet werden, mit davon abhängen, nach welcher Zeitspanne die Ablesungen jeweils erfolgen. Flauten und Spitzenböen werden bei längerer Laufzeit ausgeglichen. Wurde der Anemometerstand im Abstand von 5 min notiert, so ergaben sich während der Versuche gelegentlich Geschwindigkeiten bis 4 m/sec. Bei viertel- oder halbstündigen Ableseintervallen gehören jedoch Werte um 2,5 schon zu den seltenen Ausnahmen und die Mehrzahl der Tagesdurchschnitte liegt zwischen 0,5 und 0,7 m/sec. In der zeitlichen Verteilung dieser Höchstwerte zeichnet sich, abgesehen von Gewitterböen und Frontdurchgängen, deutlich ein *Tagesgang* ab. In Zusammenhang mit dem strahlungsbedingten Maximum der Austauschvorgänge bläst der Wind über Mittag am kräftigsten, während gegen Abend meist ein Abflauen festzustellen ist. Hier trat mehrfach auch Windstille auf, d.h. Abschnitte, in denen die mittlere Geschwindigkeit unter dem Schwellenwert lag, der zum Anlaufen des Anemometers erforderlich ist (etwa 0,05 m/sec).

Die geschilderten Verhältnisse werden durch die meist vorhandene *Vegetation* zusätzlich modifiziert. Hier interessiert ja vor allem der Wald. Die Turbulenz wird oberhalb der Kronen noch verstärkt, während es zwischen den Bäumen durch Bremsung der Luftbewegung relativ ruhig ist. In dem von mir benützten Teil der Schneise im Forstenrieder Park waren die angrenzenden Waldstreifen meist nicht so dicht, als daß sich ein Wind quer zum Weg nicht mehr hätte auswirken können. Hohe Windstärken kamen dabei allerdings selten vor. Die Geländeform, die z.B. zu thermischen Aufwinden und Stauerscheinungen Anlaß gibt, spielte — im Gegensatz etwa zu den Messungen HERANS — bei meinen Versuchen in der Ebene keine Rolle.

Aus dem Gesagten geht hervor, daß der Wind ein sehr unübersichtlicher und sowohl mit der Höhe als längs der Flugbahn äußerst variabler Faktor ist. Tatsächlich stellte er bei den bisherigen Analysen die Störgröße Nr. 1 dar, die stets nur näherungsweise zu ermitteln und rechnerisch zu eliminieren war.

Hinsichtlich der *Wirkung des Winds auf die Tanzfrequenz* liegen, wie ich einleitend andeutete, bereits einige Ergebnisse vor: K. v. FRISCH (1948) hat als erster einen Einfluß der Richtung erkannt und für verschiedene Entfernungen Werte bei Mit- und Gegenwind sowie Stille zusammengestellt. GERTRAUD SCHIFFERER setzte ihre Sammlerinnen experimentellem „Gegenwind“ aus, indem sie ihnen Fähnchen

aufklebte, die den Luftwiderstand erhöhten. HERAN und WANKE schließlich untersuchten die Tänze nach Flügen am Berghang, wo die Verhältnisse vorwiegend durch die Thermik bestimmt waren. Bisher fehlten jedoch Angaben über die Entfernungsweisung bei Seitenwind sowie eine Auswertung nach verschiedenen Windstärken. Diese Lücke versuchte ich zu schließen.

Um einen ersten Überblick zu gewinnen, ordnete ich zunächst alle Messungen ohne Rücksicht auf andere Wetterelemente nach der Windrichtung, die während des Flugs zur Futterquelle geherrscht hatte. Als

Tabelle 29. *Tanzfrequenz und Windrichtung*

NE = Mitwind, SW = Gegenwind auf dem Hinweg zum Futterplatz. Zusammenfassende Übersicht ohne Berücksichtigung anderer Faktoren. Parkvolk 1958.

Entfernung m		Windrichtung					Wind- stille
		NE	N	NW	W	SW	
600	$\bar{f}$	5,66	5,63	5,51	5,49	5,47	5,57
	$s_{\bar{f}}$	0,01	0,01	0,02	0,02	0,01	0,03
	n	1632	532	366	486	597	168
900	$\bar{f}$	4,84	4,76	4,72	4,72	4,67	4,74
	$s_{\bar{f}}$	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,02
	n	1796	411	363	840	648	169
1250	$\bar{f}$	4,38	—	4,25	—	4,21	4,30
	$s_{\bar{f}}$	0,01		0,01		0,01	0,01
	n	1521		495		622	201

Klassenbreite wählte ich 45°, so daß z. B. durch „NE“ eine Luftströmung gekennzeichnet ist, die aus dem Sektor NNE bis ENE kommt. Für die Sammlerinnen des Parkvolks bedeutete dies Mitwind auf dem Hinweg zum Zuckerwasser, während die Stadtbienen mit entgegengesetzter Zielrichtung beim Anflug behindert wurden. In jeder Windklasse berechnete ich dann die Frequenzdurchschnitte, und erhielt so die Daten der Tabelle 29. Dort ist zusätz-

lich noch der mittlere Fehler $s_{\bar{f}}$ der Durchschnitte, sowie der Umfang n der zugrunde liegenden Beobachtungen angegeben.

Ein Blick auf die Zahlen lehrt, daß die Tanzgeschwindigkeit bei allen Flugweiten von NE zu SW, von *Mit-* zu *Gegenwind* deutlich abnimmt. Die große Einheitlichkeit dürfte einerseits auf das ansehnliche Material (10847 Tänze), andererseits auf den starken Windeinfluß zurückzuführen sein. Schräg zur Flugrichtung angreifende Luftbewegungen wirken sich auf die Frequenz weniger aus als eine Strömung direkt von vorn bzw. hinten. Herrschte während des Flugs *Seitenwind*, so stellte ich ein Tanztempo fest, das zwischen den Werten bei Rückenwind und denen bei Gegenwind liegt, jedoch letzteren unverkennbar genähert ist. Daher sind auch die bei *Windstille* gemessenen Frequenzen, die ihrer Höhe nach recht genau die Mitte zwischen NE und SW halten, stets größer als die bei Seitenwind gewonnenen Daten. (Sie sind zum Vergleich am Rand der Tabelle wiedergegeben.)

Ausgehend von der Hypothese, daß nicht die wahre Entfernung, sondern die Flugleistung maßgebend für die Tanzgeschwindigkeit ist, läßt sich der Befund einfach deuten: auch bei Seitenwind ist, ähnlich

wie bei schrägem oder direktem Gegenwind, eine zusätzliche Kraftanstrengung der Bienen erforderlich, um die Abtrift zu kompensieren und die in Richtung Futterplatz wirkende Komponente etwa gleich groß zu halten wie bei Windstille.

Faßt man das Ausmaß der Frequenzänderungen näher ins Auge, so fällt auf, daß die normale Abnahme des Tanztempos von 600 auf 900 m bei jeder Windrichtung etwa 0,80 Schwl./15 sec beträgt, von 900 auf 1250 m in jeder Spalte etwa 0,45. Das kann nur so zustande kommen, daß eine bestimmte Windrichtung die Frequenz von einem angenommenen Standardwert aus unabhängig von der Entfernung stets um denselben Betrag verschiebt, ähnlich wie dies ja auch bei der Außentemperatur der Fall ist. So tanzten die Bienen bei allen untersuchten Flugweiten im Gesamtdurchschnitt bei Gegenwind um das gleiche Maß, nämlich um nahezu 0,2 Schwl./15 sec langsamer als bei Mitwind. Das heißt mit anderen Worten: Die Wirkung einer Luftströmung auf das Tanztempo ist für alle Sammelgruppen gleich, und zwar mindestens bis zur größten überprüften Futterplatzdistanz unabhängig von der zurückgelegten Strecke, falls nur der Winkel zwischen Flug- und Windrichtung derselbe ist.

Die Feststellungen bedürfen wie immer einer statistischen Untermauerung. Diese habe ich in der Hauptsache erst nach Ausschaltung der Störfaktoren vorgenommen (s. unten), und die Differenzen, die sich aus Tabelle 29 ergeben, nicht alle einzeln auf ihre Realität hin überprüft. Doch ist leicht auszurechnen, daß 2 unter abweichenden Windverhältnissen gemessene Frequenzen sich bei 600 m um rund 0,05, bei 900 m um 0,04 und bei 1250 m um 0,03 Schwl./15 sec unterscheiden müssen, damit die Sicherheitsschwelle $P = 0,01$ überschritten wird. Bei weitem Flug ist demnach infolge geringerer Streuung der Tänze die Sicherung der annähernd gleichen windbedingten Differenzen höher als bei einer Futterplatzentfernung von nur 600 m. Hier sind die Werte meist erst dann signifikant verschieden, wenn die Windrichtungen um 90° oder mehr divergieren.

Der nächste Schritt zur Klärung des Windeinflusses war die *Berücksichtigung der Außentemperatur*. Dabei läßt sich nicht vermeiden, daß infolge geringerer Besetzung der einzelnen Unterklassen zufällige Schwankungen stärker hervortreten, und in den Tabellen kleinere Abweichungen nach beiden Seiten, in den Kurven Unstetigkeiten und „Zacken“ erscheinen. (Um einen gewissen Ausgleich zu schaffen, habe ich die in Abb. 30–32 dargestellten Linien in der üblichen Weise nach der Formel $\frac{a+2b+c}{4}$ durch übergreifende Mittelbildung einmal geglättet.)

Eine Aufgliederung nach Wind und Temperatur hatte ich bereits zur Analyse der T_A -Wirkung vorgenommen (vgl. S. 63/64). Die dort berechneten Daten lassen

sich auch hier verwenden — bei der Beurteilung ist lediglich die Rolle der Prüf- und Störgröße zu vertauschen.

Tabelle 30 gibt einen Überblick über die Verhältnisse bei einer Futterplatzentfernung von 900 m. Tänze mit gleicher Außentemperatur stehen in einer Zeile, solche mit übereinstimmender Windrichtung in derselben Spalte.

Tabelle 30. *Aufschlüsselung der Tanzfrequenz nach Außentemperatur und Windrichtung sowie Windstille*

Entfernung des Futterplatzes: 900 m, Richtung des Hinflugs: SW. Parkvolk, Versuchsjahr 1958. Außer der Tanzgeschwindigkeit in Schw./15 sec ist der Umfang der Meßreihen in die einzelnen Tabelleneinträge eingetragen.

T_A °C	Windrichtung					Wind- stille
	NE	N	NW	W	SW	
15	—	4,65 (2)	—	4,36 (1)	—	—
16	4,54 (2)	4,63 (4)	—	4,41 (3)	—	4,54 (26)
17	4,60 (18)	4,60 (19)	4,58 (11)	4,51 (5)	4,51 (9)	4,58 (23)
18	4,66 (13)	4,64 (26)	4,68 (3)	4,57 (38)	4,55 (77)	4,68 (7)
19	4,73 (52)	4,61 (21)	4,69 (44)	4,64 (44)	4,57 (123)	4,74 (19)
20	4,77 (116)	4,66 (12)	4,69 (63)	4,69 (140)	4,60 (61)	4,74 (8)
21	4,82 (250)	4,70 (25)	4,72 (34)	4,76 (102)	4,62 (89)	4,70 (10)
22	4,85 (127)	4,76 (32)	4,73 (46)	4,80 (51)	4,65 (20)	4,75 (18)
23	4,89 (209)	4,79 (10)	4,72 (7)	4,79 (93)	4,69 (14)	4,81 (19)
24	4,90 (277)	4,77 (38)	4,77 (56)	4,80 (131)	4,74 (26)	4,84 (14)
25	4,91 (240)	4,82 (63)	4,77 (40)	4,79 (136)	4,79 (109)	4,88 (4)
26	4,91 (131)	4,86 (26)	4,82 (35)	4,79 (60)	4,84 (91)	4,91 (4)
27	4,94 (153)	4,90 (72)	4,86 (4)	4,78 (26)	4,85 (12)	4,92 (7)
28	4,93 (208)	4,88 (63)	—	4,88 (11)	4,84 (11)	—
29	4,92 (170)	—	—	4,96 (12)	4,80 (24)	—
30	4,86 (68)	—	—	—	4,81 (25)	—

Ist die *Tabelle* sozusagen indifferent, d. h. sind in ihr weder T_A noch R bevorzugt, so ist bei *graphischer Darstellung* eine Entscheidung zu treffen, welche der beiden Größen innerhalb einer Kurve konstant gehalten, welche verändert werden soll.

Ich habe nacheinander beide möglichen Wege eingeschlagen. Zunächst wählte ich T_A als *unabhängige Variable*, wobei R als Parameter fungiert. Auf diese Weise gelangte ich zu einem Diagramm, wie es für 1250 m schon im Kapitel Außentemperatur wiedergegeben wurde (Abb. 22), und wie es Abb. 29 für eine Distanz von 600 m zeigt. Es sind auch hier nur diejenigen Windrichtungen gezeichnet, bei denen sowohl im oberen wie im unteren Temperaturbereich Messungen vorlagen (NE, N, NW, W, SW).

Die zweite, ergänzende Möglichkeit, die Beziehungen zwischen Frequenz, Außentemperatur und Windrichtung zu veranschaulichen, besteht darin, T_A konstant zu halten und R zu variieren. So ergab sich Abb. 30. Als Außentemperatur wählte ich die Spanne von 24 bis 26°,

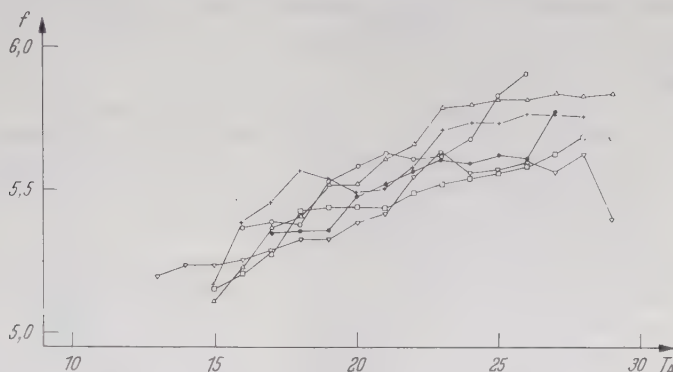


Abb. 29. Beziehung zwischen Tanzfrequenz f (Schw./15 sec), Außentemperatur T_A (°C) und Windverhältnissen. Die Darstellung enthält die Ergebnisse für Stille —○—, sowie Wind aus NE —△—, N —+—, NW —□—, W —◻— und SW —◻—. Entfernung des Futterplatzes 600 m, Richtung des Hinflugs SW. Versuchsjahr 1958

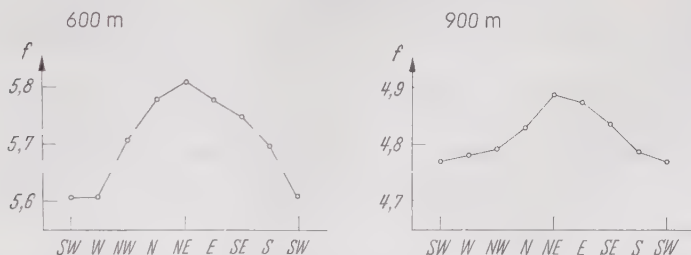


Abb. 30. Abhängigkeit der Tanzfrequenz f (Schw./15 sec) von der Windrichtung, dargestellt für eine Außentemperatur von 24—26° C, beobachtete Windstärken zusammengefaßt. Futterplatz 600 bzw. 900 m SW, Versuchsjahr 1958

weil nur in diesem Bereich Winde aus sämtlichen Himmelsrichtungen aufgetreten sind, und somit ein vollständiges Bild möglich war.

Was ergibt sich nun aus den Tabellen und Kurven? Und weiterhin: welche Sicherheit kommt den beobachteten Frequenzschwankungen auf Grund statistischer Nachprüfung zu?

Daß solche Schwankungen in beträchtlichem Maße vorhanden sind, bedarf keines besonderen Scharfblicks. Die Streuungszerlegung bezeugt denn auch eine sehr große Inhomogenität des Materials, die sich darin äußert, daß die Abweichungen der Tanzgeschwindigkeit zwischen den einzelnen Unterklassen weit über der Streuung innerhalb der Unterklassen liegen. Ich wandte sowohl das 1. als auch das 3. und 4. der auf S. 23ff. aufgeführten Verfahren an. Dabei erhielt ich für die 3 getesteten Flugweiten Varianzenquotienten zwischen 8 und 17, während für

die entsprechende Zahl von Freiheitsgraden selbst bei einer Überschreitungswahrscheinlichkeit von 0,1 % nur ein Wert von 1,7 erforderlich wäre.

Die Unterschiede der Tanzgeschwindigkeit sind teils auf die Außentemperatur T_A , teils auf die Windrichtung R zurückzuführen.

Hinsichtlich der *Außentemperatur* zeigen sich die Frequenzänderungen in den Spalten der Tabelle 30 bzw. im Verlauf jeder Kurve in Abb. 29. (Es sind die bereits S. 55 beschriebenen Gesetzmäßigkeiten abzulesen: eine Frequenzerhöhung mit zunehmender Luftwärme, und zwar ein stärkerer Anstieg im unteren, ein Stagnieren im oberen Temperaturbereich.)

Die *windbedingten* Abweichungen sind ebenfalls leicht zu erkennen: Sie treten mehr oder weniger systematisch in jeder Zeile der Tabelle in Erscheinung und kommen in Abb. 22 bzw. 29 durch das verschieden hohe Niveau der Tänze bei konstanter Temperatur zum Ausdruck. In Abb. 30 geht die Windwirkung daraus hervor, daß die Frequenzwerte nicht auf einer waagrechten Geraden liegen, sondern auf einer Kurve mit deutlichem Maximum.

Daß ein Zusammenhang zwischen f und T_A bzw. R tatsächlich besteht, stellt wieder die Streuungszerlegung sicher: Nach allen Methoden (doppelte Varianzanalyse der Feldmittel, zweimal komplementär vorgenommene einfache Varianzanalyse sowie vollständige doppelte Varianzanalyse mit Einzelwerten) sind die Unterschiede einerseits zwischen den nach T_A eingeteilten Tänzen, andererseits auch zwischen den R -Klassen hochsignifikant. Der gefundene Wert für F übertrifft $F_{0,1\%}$ stets um ein Vielfaches — oft bis zu 20mal! Das gilt für alle geprüften Entfernungen. Es haben also sowohl Änderungen der Außentemperatur unabhängig von R , als auch der Windrichtung abstrahiert von T_A nachweisliche Reaktionen der Bienen zur Folge. Die Gesetzmäßigkeiten, die sich aus den Tänzen bezüglich R ergeben, sind demnach reell und nicht nur durch Korrelation zu T_A vorgetäuscht.

Anschauung und Statistik zeigten, daß die Höhe der Frequenz mit der Windrichtung zusammenhängt. Ich untersuchte weiter, welcher Art diese Beziehung ist. Dabei konnten die von anderen Beobachtern und mir selbst ohne Temperaturberücksichtigung gewonnenen Ergebnisse auch nach zusätzlicher Beachtung dieses Faktors bestätigt und in einigen Punkten ergänzt werden.

Anhand der graphischen Darstellungen ist im Hinblick auf die Wirkung verschiedener Luftströmungen folgendes zu erkennen:

In Abb. 29 bzw. 22 liegt die Linie, die die bei NE-, d. h. Mitwind gewonnenen Werte verbindet, vergleichsweise am höchsten. Tiefer, jedoch mit annähernd derselben Steigung, reihen sich die übrigen Kurven an, an unterster Stelle diejenige für SW-, also für direkten Gegenwind beim Hinflug. Mehrfache Überkreuzungen, besonders im Bereich kühlerer Luft, sind nicht verwunderlich, da einige Punkte nur durch sehr wenige Messungen belegt sind (vgl. hierzu Tabelle 30 für 900 m). — Ganz entsprechend liegt in Abb. 30 das Maximum der Kurve bei Mitwind. Beiderseits schließen sich auf immer niedrigerem Niveau — je nach der in die Flugrichtung fallenden Komponente — die Frequenzen bei Seiten- und Gegenwind an. Dabei ergibt sich im linken Kurvenast dieselbe Reihenfolge, wie sie schon oben bei Summierung

der Werte quer über alle Temperaturen festgestellt wurde. Die früheren Ergebnisse können anhand der Abb. 30 noch hinsichtlich des südöstlichen Sektors ergänzt werden: Die Frequenz sinkt von Mitwind zu Gegenwind, ganz gleichgültig, ob bei seitlichem und schrägem Wind-einfall die Versetzung nach links oder nach rechts erfolgt.

Bei genauem Zusehen fällt allerdings auf, daß der rechte Flügel der Kurven höher liegt: die Bienen tanzten bei Seitenwind um Süd etwas rascher. Ist eventuell doch ein gewisser gradueller Unterschied in der Frequenzabnahme vorhanden? Dieser Gedanke ist insofern nicht ganz abwegig, als es sich bei südlicher Strömung im Alpenvorland häufig um *Föhn*, d. h. um einen warmen und trockenen Fallwind vom Gebirge handelt, welcher sich auch bei anderen bioklimatischen Untersuchungen als in besonderem Maße biotrop erwies. Ich prüfte daher, ob die Differenzen zwischen den Tanzmessungen bei Süd- und Westwind, bzw. bei südöstlicher und nordwestlicher Strömung (also jeweils zwischen Richtungen mit gleichem Winkel zur Flugbahn) signifikant sind, ob somit auch in den Bienentänzen ein spezifischer Föhneinfluß nachzuweisen ist. — Die einschlägigen Werte sind in Tabelle 31 zusammengestellt.

Tabelle 31
Vergleich der Tanzfrequenzen bei Seitenwind aus südlicher bzw. westlicher Richtung
Prüfung auf Föhneinfluß. Futterplätze 600 und 900 m SW. Versuchsjahr 1958.

T_A °C		600 m				900 m			
		Windrichtung				Windrichtung			
		S	W	SE	NW	S	W	SE	NW
24	$\bar{f}$ n	5,62 (11)	5,52 (61)	5,56 (6)	5,61 (20)	> 4,77 (3)	< 4,78 (93)	4,80 (7)	4,67 (56)
25	$\bar{f}$ n	5,83 (7)	5,55 (56)	5,76 (14)	5,58 (35)			4,96 (24)	4,77 (40)
26	$\bar{f}$ n	5,97 (6)	5,59 (43)	5,78 (17)	6,20 (2)			4,78 (16)	4,91 (35)
Zusammen	$\bar{f}$ N	5,76 (24)	5,55 (160)	5,74 (37)	5,62 (57)	> 4,77 (3)	< 4,78 (93)	4,87 (47)	4,76 (131)
		$\Delta f = 0,21$ $s_A = 0,09$ $t = 2,3$ $P = 0,02$		$\Delta f = 0,12$ $s_A = 0,05$ $t = 2,4$ $P = 0,02$		$\Delta f = < -0,01$ $s_A = 0,14$ $t = 0,02$ $P = 0,98$		$\Delta f = 0,11$ $s_A = 0,06$ $t = 1,8$ $P = 0,07$	

Die Daten sind nicht ganz eindeutig. Mehrfach traten auch bei westlichem oder nordwestlichem Wind sehr schnelle Tänze auf. Aus den Überschreitungswahrscheinlichkeiten der Einzelvergleiche resultiert jedoch mittels χ^2 -Verfahren ein Gesamt- P von 0,08. Damit ist der Grad der Sicherung zwar nicht sehr hoch, aber der Unterschied der

Frequenzen ist gegenüber zufälligen Schwankungen doch beachtlich und die Möglichkeit einer Stimulierung bei Winden um Süd ist nicht von der Hand zu weisen. (Vgl. hierzu auch S. 27f.: bei Wetterphase 3 handelte es sich häufig um *föhnig* übersteigertes Schönwetter!) Wodurch die Beschleunigung des Tanztempos ausgelöst wird, konnte ich nicht genauer untersuchen, da zu wenig vergleichbare Werte vorliegen. Auf jeden Fall ist sie unabhängig von der Temperaturerhöhung, die bei Föhnneinbruch im allgemeinen beobachtet wird, denn diese ist ja im schmalen Bereich zwischen 24 und 26° nahezu wirkungslos. Dagegen wäre eine Föhnwirkung auf dem Weg über die geringe Feuchte denkbar, da ja für Luftströmungen anderer Richtung gezeigt werden konnte, daß bei höherer Temperatur Trockenheit zu einem Ansteigen der Frequenz führt.

Die Gesetzmäßigkeiten, die aus Abb. 30 für die Zone von 24 bis 26° C abgeleitet wurden, gelten auch für andere Temperaturen. Im Schaubild liegen die Linien bei größerer Luftwärme lediglich höher, bzw. bei kälterem Wetter tiefer als in Abb. 30; die Lage des Maximums (bei direktem Mitwind) sowie das Ausmaß der Frequenzschwankungen (etwa 0,15 Schwl./15 sec zwischen NE und SW) sind jedoch unverändert, soweit das nach dem dort allein vorhandenen nordwestlichen Kurvenast zu beurteilen ist. (Wie bereits erwähnt, sind nur in dem graphisch dargestellten Intervall von 24—26° sämtliche Richtungen vertreten.)

Auch zwischen den einzelnen *Entfernungen* konnte ich keinen Unterschied in der Größe des Richtungseffekts feststellen. Daß in Abb. 30 die Amplitude der windbedingten Frequenzschwankungen für 600 m größer ist als für 900 m, ist eine rein zufällige Erscheinung, die weder bei 1250 m ihre Entsprechung hat, noch sich in den übrigen Temperaturzonen wiederholt: vergleicht man in jeder T_A -Klasse die Differenzen $f_{NE} - f_{SW}$ der einzelnen Flugweiten miteinander, so zeigt sich, daß diese ganz unsystematisch um den Wert 0,15 pendeln, und einmal Langstreckenflieger, einmal Nahsammlerinnen größere Abweichungen im Tanz aufweisen. Das kommt auch in Tabelle 32 zum Ausdruck, wo für 600 bzw. 900 m jeweils in der rechten oberen Tabellenhälfte die mittleren gewogenen Differenzen aus allen Temperaturzeilen wiedergegeben sind. Die Beziehung zwischen Tanzgeschwindigkeit und Windversetzung ist auch nach diesen Zahlen nicht von der Entfernung der Trachtquelle abhängig (vgl. S. 95).

Alle bisher geschilderten Ergebnisse, die unter Berücksichtigung des Störfaktors Außentemperatur durch Anschauung gewonnen wurden, habe ich auch rechnerisch erfaßt und einer eingehenden statistischen Prüfung unterzogen. Dabei zeigte sich, daß die Regeln für die Art des Zusammenhangs zwischen Tanztempo und Windrichtung nicht zufällig sind. In Tabelle 32 ist zunächst rechts oben das mittlere Ausmaß

der Frequenzunterschiede zwischen den einzelnen Windrichtungen eintragen.

Die Zahlen gingen durch paarweisen Vergleich der Tanzwerte hervor, welche unter verschiedenen Windbedingungen, aber bei jeweils ein und derselben Temperatur gemessen wurden (s. Tabelle 30). Anschließend habe ich die so berechneten Einzeldifferenzen unter Beachtung ihres Gewichts über alle Temperaturen zusammengefaßt.

Tabelle 32. Mittlere gewogene Differenzen der Tanzgeschwindigkeit bei verschiedener Windrichtung (Δ_{gew} , über der Diagonale), sowie zugehörige Überschreitungswahrscheinlichkeiten (P , in %, unter der Diagonale)

NE = Mitwind auf dem Hinflug zum Futterplatz. Entfernung 600 bzw. 900 m. Parkvolk 1958.

600 m	NE	N	Stille	NW	W	SW	
NE	—	0,02	0,05	0,07	0,18	0,15	Δ_{gew}
N	29	—	0,02	0,09	0,13	0,15	
Stille	18	60	—	0,09	0,15	0,09	
NW	2,0	0,8	12	—	0,05	0,05	
W	< 0,02	< 0,02	0,3	22	—	0,01	
SW	< 0,02	< 0,02	4,1	16	72	—	
$P(\%)$							
900 m	NE	N	Stille	NW	W	SW	
NE	—	0,07	0,05	0,11	0,09	0,14	Δ_{gew}
N	< 0,02	—	0,02	0,02	0,01	0,08	
Stille	9,0	52	—	0,06	0,05	0,12	
NW	< 0,02	41	12	—	0,01	0,06	
W	< 0,02	68	9,6	62	—	0,06	
SW	< 0,02	1,4	0,06	1,5	0,05	—	
$P(\%)$							

Man sieht, daß die Angaben der Bienen bis auf kleinere Unstimmigkeiten um so stärker voneinander abweichen, je mehr die Windrichtungen differieren, die beim Flug zum Futterplatz geherrscht haben. Über die Signifikanz dieser Abweichungen gibt der t -Test Auskunft. Das Resultat ist in Form der P -Werte für jede Vergleichsmöglichkeit in Tabelle 32 links unter der Diagonalen wiedergegeben. Da es sich bei den geprüften Entfernungen um einheitliche Fragestellung und Versuchsdurchführung handelte, konnte ich zuletzt über χ^2 noch eine Gesamtbeurteilung ermitteln. Hierzu verwertete ich auch die Daten der 1250 m-Bienen.

Tabelle 33 zeigt, daß P in jeder Zeile und jeder Spalte mit wachsendem Abstand des Tabellenfelds von der markierten Diagonale abnimmt. Mit anderen Worten: der Grad der Sicherung für die windbedingten Schwankungen der Tanzgeschwindigkeit ist um so besser, je größer der Unterschied der Winkel ist, welche die Windrichtungen mit der

Tabelle 33. Gesamt- P -Werte für die Unterschiede der Tanzfrequenz im Zusammenhang mit der Windrichtung

Berechnung über χ^2 aus den entsprechenden Überschreitungswahrscheinlichkeiten bei 600, 900 und 1250 m Futterplatzdistanz. Parkvolk 1958.

Zus.	NE	N	Stille	NW	W	SW
NE	—	0,06	0,8	$< 10^{-3}$	$< 10^{-5}$	$< 10^{-7}$
N	0,06	—	68	2,2	0,15	$< 10^{-3}$
Stille	0,8	68	—	11	0,27	0,01
NW	$< 10^{-3}$	2,2	11	—	40	2,0
W	$< 10^{-5}$	0,15	0,27	40	—	3,0
SW	$< 10^{-7}$	$< 10^{-3}$	0,01	2,0	3,0	—

$P(\%)$

Fluglinie der Bienen einschließen. Da Δf für Messungen bei Mit- bzw. Gegenwind am größten ist, und dort zugleich hohe Klassenumfänge erzielt wurden, ergibt sich beim Vergleich NE/SW eine recht eindrucksvolle Überschreitungswahrscheinlichkeit: die beobachtete Differenz im Tanzrhythmus wird nach vorliegenden Daten nicht einmal in 1 von 1 Milliarde Fällen durch Zufall erreicht. Im allgemeinen genügt aber schon ein Wechsel der Windrichtung um 90° , um eine nachweisliche Änderung des Tanztempos auszulösen. Der "new multiple range test", den ich ebenfalls anwandte, brachte dieselben Resultate.

Um den Einfluß der Luftströmungen auf die Tänze möglichst rein herauszuschälen, habe ich auf einer weiteren Stufe der Eliminierung von Störelementen zusätzlich zur Außentemperatur die *Stocktemperatur* in nahezu ihrer ganzen Werteskala berücksichtigt und die Luftfeuchte auf einen engeren Bereich (50—70%) eingeschränkt.

Im Prinzip ging ich dabei genauso vor, wie eben am Beispiel der T_A -Ausschaltung geschildert wurde. Zuerst stellte ich fest, ob signifikante Unterschiede auch bei dieser Einteilung vorhanden sind, dann worauf sie beruhen. Ich prüfte weiter, ob sich die Beziehung zwischen Tänzen und Windrichtung in gleicher Weise äußert, wie das ohne Beachtung von T_I zu erkennen war, und welches Ausmaß die Frequenzänderungen haben, wenn man von der Gesamtbeeinflussung den Anteil der Störfaktoren subtrahiert. Bei einer dreifachen vollständigen Varianzanalyse, die anhand der Mittelwerte der Kombinationstafel nach R , T_A und T_I angestellt wurde, ergab sich zwischen den Windrichtungen eine Überschreitungswahrscheinlichkeit P von 0,4%, also eine gute Sicherheit. Auch die Unterschiede zwischen den T_A -Klassen und zwischen T_I sind signifikant ($P=0,8\%$ bzw. $0,1\%$). Das ist zugleich eine Bestätigung der früheren Ergebnisse (vgl. S. 72). Daß die P -Werte größer sind als jene, die ich bei nur zweifacher Gruppierung nach R und T_A erhielt, ist durch den Verlust an Freiheitsgraden zu erklären. Um die Analyse mit 3 Faktoren überhaupt durchführen zu können, war nämlich im getesteten Bereich eine lückenlose Besetzung aller Tabellenfelder notwendig. Diese konnte ich nur dadurch erzielen, daß ich nicht die volle Zahl der Messungen erfaßte, sondern lediglich die mittleren Spalten und Zeilen der Aufstellung.

Alle bisherigen Befunde hinsichtlich der Beziehung zwischen Windrichtung und Tanzrhythmus konnten auch nach Ausschluß der T_I -Wirkung bestätigt werden.

Neue Gesichtspunkte ergaben sich erst durch *Berücksichtigung der Windstärke*. Bisher waren ja alle beobachteten Geschwindigkeiten zusammengefaßt worden. Leider stellte sich heraus, daß in keinem Temperaturbereich für sämtliche Richtungen Messungen sowohl bei hoher als auch bei geringer Windstärke vorhanden sind. Am vollständigsten ist die Besetzung noch in der Zone zwischen 23 und 26° C, aber auch dort ist eine der Abb. 30 analoge Darstellung für schwache Luftströmungen nur im Sektor SW—NW—NE möglich.

Abb. 31 zeigt, wie sich die Windverhältnisse ändern, wenn die Differenzierung in der Weise weitergeführt wird, daß jeweils nur solche Tänze zusammengestellt werden, zu denen außer gleicher Windrichtung auch gleiche Geschwindigkeit gehört. Im Diagramm sind die Daten für etwa 0,3 bzw. 1,0 m/sec wiedergegeben. Die Messungen wurden so ausgesiebt, daß T_A und T_I weitgehend konstant waren (23–26 bzw. 30–33° C). Man erkennt, daß die *Richtungsabhängigkeit der Frequenz nach der Windstärke*

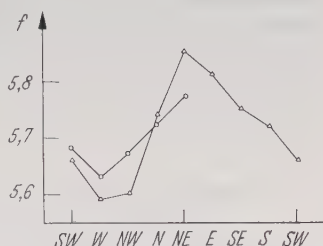


Abb. 31. Beziehung zwischen Tanzfrequenz f (Schw./15 sec) und Windrichtung, dargestellt für eine Außentemperatur von 23–26° C und Windgeschwindigkeiten von 0,05–0,50 (—○—) bzw. 0,75–1,25 (—△—) m/sec. Futterplatz 600 m SW, Versuchsjahr 1958

abgestuft ist. Schwache Strömungen haben im Vergleich zu kräftigerer Luftbewegung höhere Tanzwerte bei Gegenwind, tiefere bei Mitwind zur Folge. Der Anstieg bzw. Abfall der dargestellten Kurven verläuft daher flacher bei geringen und steiler bei großen Windgeschwindigkeiten. Es ist anzunehmen, daß dies auch für den südöstlichen Sektor gilt, aus dem Strömungen der betreffenden Stärke während der Versuche nicht aufgetreten sind. Der Innenwinkel am Scheitelpunkt NE der Linien wäre dann bei schwachem Luftzug weiter geöffnet als bei heftigerem Wind. Am Schnittpunkt der Kurven, zwischen seitlichem und Rückenwind (bei meiner Klasseneinteilung etwa bei Nord) wird der Tanzrhythmus für die beiden verglichenen Windstärken nahezu unverändert beibehalten, was auch mit theoretischen Überlegungen in Einklang steht. Aus dem Gesagten folgt, daß der Unterschied des Tanztempos nach Flügen bei Mit- bzw. Gegenwind um so größer ist, je höher die Windgeschwindigkeit war, die beim Hinweg zum Futterplatz herrschte. So differieren z. B. nach Abb. 31 und 32 die Tänze der 600 m-Bienen bei NE- bzw. SW-Wind von 0,5 m/sec um weniger als 0,1 Wendungen pro Viertelminute, bei 1 m/sec um rund 0,2, und bei 1,5 m/sec schon um 0,5 Schw./15 sec.

Mit den zuletzt dargestellten Tatsachen wurde bereits die Frage angeschnitten, wie sich verschiedene *Windgeschwindigkeiten* auf die

Tänze auswirken. Auch ohne die oben geschilderten Ergebnisse ist der Gedanke naheliegend, daß neben dem Winkel, den eine Luftströmung zur Fluglinie einnimmt, die Windstärke ebenfalls von Bedeutung für die Frequenz ist, weil ja auch sie die Größe der in Richtung auf das Ziel angreifenden Komponente, und damit die von der Biene selbst noch aufzuwendende Kraft mitbestimmt.

Die Beziehung zwischen Windrichtung R und Tanzfrequenz f war ohne weiteres auch summarisch, d. h. ohne Berücksichtigung der Windstärke V zu prüfen, da letztere den Richtungseffekt lediglich verstärkt oder abschwächt, nicht aber prinzipiell verändert. Wenn dagegen eine Analyse auf den Einfluß der Wind-

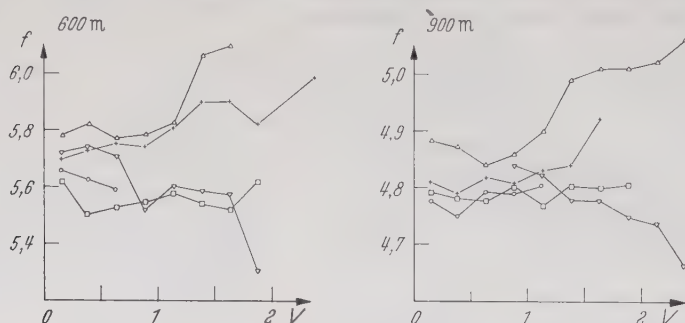


Abb. 32. Abhängigkeit der Tanzfrequenz f (Schw./15 sec) von der Windgeschwindigkeit V (m/sec), dargestellt für verschiedene Windrichtungen als Parameter: NE = Mitwind beim Hinflug — $\triangle$ —, N — $+$ —, NW — $\circ$ —, W — $\square$ —, SW — ∇ —. Außentemperatur 23 bis 26° C. Futterplatz in 600 bzw. 900 m Entfernung. Parkvolk 1958

geschwindigkeit hin durchgeführt wird, so ist ohne Beachtung der Richtung nichts zu erkennen, da je nach R die Wirkung ein und derselben Geschwindigkeit einmal positiv, d. h. tanzbeschleunigend, einmal negativ, frequenzsenkend ausfällt.

In Abb. 32 ist f in Abhängigkeit von V dargestellt, wobei die am stärksten besetzten Windrichtungen als Parameter dienen (vgl. hierzu Abb. 31, wo umgekehrt R unabhängige Variable und V Parameter war). Die Werte wurden wieder so ausgelesen, daß T_A nur zwischen 23 und 26°, T_I zwischen 30 und 33° und RF zwischen 50 und 70 % schwankten. Trotz der anfangs geltend gemachten Einschränkungen auf Grund der Tatsache, daß das Anemometer nur annähernd jene Verhältnisse angeben kann, welche die Bienen auf ihrem Flug in verschiedener Höhe vorfinden, ergab sich doch ein recht deutlicher Zusammenhang:

Die Tanzkurven für Mit- und Gegenwind divergieren von Stille aus in Richtung zunehmender Windstärke. Dies konnte ich auch mittels Korrelationsrechnung sicherstellen. Die Höhe der Frequenz ist bei Mitwind positiv, bei Gegenwind negativ mit der Windgeschwindigkeit korreliert. Bei schräg oder senkrecht zur Fluglinie gerichteten Luftströmungen ist der Zusammenhang nicht sehr straff — die vorliegenden Daten reichen für W- und NW-Wind nicht, um eine Beziehung zwischen

f und V statistisch nachzuweisen. Tabelle 34 zeigt den jeweiligen Grad der Sicherung für die Korrelationskoeffizienten bei beiden untersuchten Flugweiten, sowie eine über χ^2 errechnete Gesamtbewertung. Auffallend unkorreliert sind die Tänze bei Westwind, obwohl hier genügend Messungen vorhanden sind. Dafür fehlt vorerst jede Erklärung. Bei dem relativ hohen Wert für Seitenwind (8%) ist das in dieser Klasse stets recht spärliche Zahlenmaterial zu berücksichtigen, so daß ein — theoretisch: negativer — Zusammenhang bei Prüfung noch umfangreicherer Meßreihen nicht ausgeschlossen ist. Versuche in offenem Gelände dürften wegen der übersichtlichen Ausgangsbedingungen am ehesten zu einer Klarstellung führen. Hochsignifikant ist die Korrelation zwischen f und V bei einer Luftbewegung direkt vom Futterplatz her, bzw. direkt zu diesem hin.

Tabelle 34. *Überschreitungswahrscheinlichkeiten P für die Korrelation zwischen Windstärke und Tanztempo*

$T_A = 23-26^\circ\text{C}$, $T_I = 30-33^\circ\text{C}$, $RF = 50-70\%$. Futterplatz 600 bzw. 900 m SW, Versuchsjahr 1958.

Ent- fernung m		Windrichtung				
		NE	N	NW	W	SW
600 m	$P=$	4%	0,7%	9%	45%	0,2%
900 m	$P=$	0,1%	3%	17%	51%	1,6%
Gesamt	$P=$	0,05%	0,2%	8%	51%	0,03%

Infolge des gesicherten Auseinanderweichens der Frequenzkurven mit zunehmender Strömungsgeschwindigkeit spielt bei stürmischem Wind die Richtung, die eine Sammlerin auf dem Flug zur Trachtquelle einzuhalten hat, für das Tempo des folgenden Tanzes eine große Rolle. Ist die Luft dagegen ruhig, so sind die Frequenzunterschiede wenig ausgeprägt. Die Werte für *Windstille* selbst sind in Abb. 32 nicht eingetragen. Sie lauten in der betreffenden Temperaturzone 5,68 (600 m) und 4,86 Schw./15 sec (900 m). Der Abfall des Tanzrhythmus auf der Gegenwindkurve ist etwa gleich stark wie der Anstieg längs der Mitwindlinie. Dementsprechend hielt ja auch in der alle Werte zusammenfassenden Aufstellung (S. 94) die Frequenz bei Stille ziemlich genau die Mitte zwischen NE und SW.

Über den *Umfang der Frequenzänderungen* als Folge wechselnder Windgeschwindigkeit gibt Tabelle 35 Auskunft. Die Daten gingen aus den Tänzen aller Temperaturklassen durch paarweisen Vergleich und anschließende Mittelbildung innerhalb derselben Windrichtung hervor.

Man sieht, daß beim Anschwellen des Winds von 0,1 auf 1,1, also um 1 m/sec, die Zahl der Schwänzelläufe pro Viertelminute ganz grob um 0,1 steigt (NE-) bzw. fällt (SW-Wind). Für schräg zur Fluglinie angreifende Luftbewegungen ist, wie schon Abb. 32 zeigte, das Ausmaß

der Frequenzschwankung trotz gleicher Windgeschwindigkeit geringer als bei direkter Anströmung von hinten bzw. vorn. Bläst der Wind mit doppelter Stärke, nämlich mit rund 2,1 m/sec, so sind auch die Abweichungen der Frequenz größer. Wegen der eingangs genannten unkontrollierbaren Flughöhe der Bienen scheint es mir nicht angebracht, weitergehend noch genaue quantitative Aussagen aus den Daten abzuleiten. — Eine klare Beziehung der mitgeteilten Werte zur Flugweite

Tabelle 35. *Mittlerer Anstieg bzw. Abfall der Tanzfrequenz bei Zunahme der Windgeschwindigkeit von 0,1 auf 1,1 und 2,1 m/sec, berechnet durch paarweisen Vergleich der Werte aller Temperaturbereiche*

Versuchsjahr 1958, Parkvolk.

Ent- fernung	NE (Mitwind)		SW (Gegenwind)	
	<i>Af</i> (Schwl./15 sec) bei Zunahme der Windgeschwindigkeit um			
	1	2	1	2
m	m/sec			
600	+ 0,05	+ 0,20	— 0,09	— 0,23
900	+ 0,09	+ 0,18	— 0,15	— 0,20
1250	+ 0,06	—	— 0,11	— 0,24

ist bei den überprüften Entfernungen nicht zu erkennen. Eine Extrapolation auf größere Flugstrecken ist jedoch nur unter Vorbehalt möglich; immerhin könnte z. B. der auffällig ähnliche Umfang der Tanzbeschleunigung infolge Mitwind Ausdruck der Tatsache sein, daß durch längere Einwirkung dieses Faktors der Weg für die Fernsammlerinnen im Vergleich zu den Nahbienen ja absolut viel stärker „verkürzt“ wird.

Die Änderungen des Tanztempos sind im Rahmen der beobachteten Windstärken relativ gering, wie Tabelle 35 zeigte. Wenn man sie etwa mit den temperaturbedingten Unterschieden der Frequenz vergleicht, so ist z. B. die Differenz zwischen den Angaben bei Stille und kräftigstem Mitwind (ca. 0,2 Schwl./15 sec für 600 m Flugweite) kaum halb so groß wie der Anstieg der Tanzgeschwindigkeit längs der Temperaturkurve mit dem entsprechenden Parameter NE (rund 0,7 Schwl./15 sec nach Abb. 29). Gemessen an der Schwankungsbreite der Tänze unter den im Lauf dreier Versuchsjahre aufgetretenen Bedingungen ist also die *Außentemperatur der einflußreichste der von mir geprüften Faktoren*.

Bei der Analyse der Windgeschwindigkeit in ihrer Beziehung zum Tanzrhythmus waren von vornherein alle wichtigen Störelemente berücksichtigt. Bei der Windrichtung geschah dies sukzessiv von T_A über T_I und RF zu V . Nachdem trotz gründlicher Ausschaltung dieser Größen sich die gefundenen Gesetzmäßigkeiten nicht prinzipiell änderten, ist mit sehr hoher Wahrscheinlichkeit anzunehmen, daß die Zusammenhänge nicht nur mit der Luftbewegung *korreliert*, sondern der Windrichtung einerseits, der Geschwindigkeit andererseits *ursächlich zuzuordnen* sind.

Einen Beweis für die Richtigkeit der Ergebnisse und für die unvoreingenommene Gewinnung der Messungen, die der Auswertung zugrunde

lagen, lieferte zuletzt die Biene 97, die am mittleren der 3 Futterplätze im Forstenrieder Park verkehrte, und deren Tänze ich nachträglich nach Zufallsgesetzen aus den Protokollen herausuchte (Tabelle 36).

Tabelle 36. Übersicht über Tanzfrequenz und Beobachtungszahl der Biene Nr. 97

Die Sammlerin wurde am 14. 8. 58 am Futterplatz 900 m markiert und verkehrte dort bis 28. 8. (Auswertung ab 15. 8. 58.)

T_A (°C)	Mitwind		Seitenwind	Gegenwind		Stille	$\bar{f}$ (n)
	beim Hinflug						
	NE	N	NW	W	SW		
17			4,59 (2)				4,59 (2)
18	4,69 (1)	4,50 (1)				4,47 (1)	4,55 (3)
19	4,56 (7)	4,55 (2)		4,67 (9)	4,66 (9)		4,63 (27)
20	4,73 (7)		4,70 (4)	4,79 (22)	4,66 (12)		4,74 (45)
21	4,77 (35)		4,79 (4)	4,81 (20)	4,65 (18)	5,07 (1)	4,76 (78)
22	4,65 (9)			4,89 (3)	4,76 (6)	4,87 (3)	4,75 (21)
23	4,71 (9)	4,84 (1)		4,93 (7)		4,93 (3)	4,83 (20)
24	4,90 (13)	4,99 (3)		4,83 (8)		5,03 (3)	4,90 (27)
25	4,97 (18)	4,81 (3)	4,91 (3)	5,05 (9)	4,65 (3)		4,95 (36)
26	5,00 (19)		4,84 (1)	5,04 (4)			5,00 (24)
27	5,06 (17)			5,07 (2)			5,06 (19)
28	5,33 (7)			5,06 (3)			5,25 (10)
29	5,23 (13)			5,38 (1)			5,25 (14)
$\bar{f}$ (n)	4,91 (155)	4,78 (10)	4,77 (14)	4,86 (88)	4,67 (48)	4,91 (11)	4,85 (326)

Nur am Rande seien hier noch die enormen Tagesleistungen erwähnt, die diese und andere Einzelbienen vollbrachten. So flog z.B. die Sammlerin Nr. 27 am 10. August 1958 in der 9stündigen Versuchszeit 51mal die Futterstelle 900 m an. Zusammen mit den 9 Besuchen während der Vorfütterung von 1½ Std, ergibt das eine Flugstrecke von etwa 110 km. Eine Kameradin, Nr. 05, die zu den Fernsammlerinnen gehörte, kehrte in derselben Zeit 39mal beladen vom Futterplatz 1250 m

heim und hatte damit rund 100 km Wegs zurückgelegt. Das ist eine ganz respektable Leistung, vor allem wenn man bedenkt, daß sie ohne echte Rast ausgeführt wurde. Die betreffenden Sammlerinnen haben ja in den Flugpausen nicht gefaulenzt, sondern regelmäßig bei jedem Stockaufenthalt so stürmisch und ausdauernd getanzt, daß sie aus diesem Grund auffielen und als „Hauptbienen“ ständig beobachtet wurden.

Die Weisungen der genannten Einzelbiene fügen sich sehr gut in das gewonnene Bild ein und zeigen damit, daß die Befunde nicht etwa zufallsbedingt oder nur durch unbewußte Auswahl schneller bzw. langsamer Tänzerinnen vorgetäuscht werden. Anhand der Tabelle 38 ist sowohl die Abhängigkeit der Frequenz von der Außentemperatur als auch von der Windrichtung deutlich zu erkennen. Durch eine Varianzanalyse stellte ich fest, daß die Inhomogenität der Daten zwischen den Zeilen (T_A) und Spalten (R) hochsignifikant ist. Auch innerhalb der einzelnen T_A -Klassen sind die Unterschiede nach der Windrichtung ausgezeichnet gesichert. Beim F -Test resultierten Werte, die weit jenseits der 0,1%-Grenze liegen. Die Angaben der Biene 97 bestätigen also in schöner Weise die bisherigen, durch zusammenfassende Berechnung gewonnenen Ergebnisse.

V. Die „Reststreuung“

Die bisherige Darstellung versuchte, die Beziehung der Tanzfrequenz zu einigen wichtigen Umweltbedingungen klarzulegen, welche die Sammelbiene während ihrer Ausflüge, am Futterplatz und auf der Wabe antrifft. Bei der Analyse fiel jedoch auf, daß selbst in den Unterklassen mit ganz eng umgrenzter, nahezu einheitlicher Faktorenkombination — soweit das mit den geschilderten Methoden zu erfassen war — noch erhebliche Divergenzen übrigblieben. Da diese Schwankungen des Tanztempos ohne erkennbare äußere Ursachen auftraten, nannte ich sie „Reststreuung“, in Analogie zur „Restmaßweisung“, wie sie bei der Richtungsangabe besteht.

Worauf ist diese Reststreuung zurückzuführen? Und allgemeiner: *welche Ursachen* kann man überhaupt zusammenfassend für die *Varianz* der *Tanzfrequenz* angeben?

Zunächst ist festzuhalten, daß 1. *äußere Umstände* im weitesten Sinn an der Höhe des Tanztempos wesentlich beteiligt sind. Zu den bekannten und auch kontrollierbaren Bedingungen kann man auch die Neigung des Flugwegs und die Entfernung des Futterplatzes rechnen. Aber schon die Bestimmung der wirklichen Flugweite macht Schwierigkeiten: Orientierungsschleifen nach Errichtung einer neuen Futterstelle können ausgiebiger oder knapper sein, rasch abklingen oder längere Zeit beibehalten werden und in der Folge zu Differenzen im Tanzrhythmus führen. Auf solchen „Orientierungseffekt“ weist schon HERAN 1956 hin. Er ist auch aus der niedrigen Frequenz meiner Bienen am

8. September 1957 und 1. August 1958 (Abb. 8 und 9) zu erkennen. Doch konnte ich das Phänomen selbst bei alteingeflogenen Sammelbienen nach einer kurzen Fütterungspause feststellen, obwohl sie nach wie vor zielstrebig auf die Trachtquelle zusteuerten. — Der Einfluß meteorologischer Elemente wurde bereits ausführlich geschildert. Er zeigt sich in ähnlicher Höhe und Änderung der Frequenz aller denselben Bedingungen und Umweltschwankungen unterworfenen Sammlerinnen. Doch entzieht sich bei größeren Futterplatzdistanzen zumindest die Luftströmung wieder einer genaueren Kontrolle, da die Flughöhe der Bienen unterschiedlich ist: eine weitere Quelle für die Variabilität der Tänze. Schließlich ist zu erwägen, ob nicht noch unbekannte äußere Kräfte zur Reststreuung beitragen. Doch zeigten die folgenden Ergebnisse, daß eine solche Annahme nicht erforderlich ist.

Gegenüber der gesicherten aktuellen Einwirkung von Außenfaktoren während des letzten Trachtflugs einer Tänzerin konnte ich eine Nachwirkung von früherer Sammeltätigkeit her bei meiner summarischen Auswertung nicht genauer überprüfen. Anzeichen dafür sind spärlich, etwa im Sinne einer „Akklimationisierung“, also Adaptation an länger dauernde Hitze (Anfang Juli 1957, Abb. 8) bzw. Kühle (Anfang September 1956, Abb. 7) oder aber in Form einer Kontrastwirkung zwischen kalten und darauffolgend warmen Versuchstagen (evtl. am 3./4. August 1958, Abb. 9). Hier wären dann bereits kompliziertere zentralnervöse Vorgänge beteiligt, also ein Übergang zur nächsten Gruppe.

2. *Die inneren Gegebenheiten* für die Tanzvariabilität. Einen Hinweis darauf, daß nicht allein die beschriebenen exogenen Kräfte im Spiel sind — die Möglichkeit eines Einflusses unbekannter Außenfaktoren wurde bereits erwähnt — gab schon die Beobachtung, daß die einzelnen zur selben Zeit tätigen Sammelgruppen gelegentlich unterschiedliche Änderungen der Frequenz zeigten (so z. B. die 600- und 1250 m-Bienen in Abb. 19c zwischen 15.30 und 18 Uhr). Auch am Verlauf der Einzelbienenkurven ist nicht selten ein gegensinniges Verhalten zu erkennen, etwa in Abb. 15 für Nr. 71 und 92 von 13 bis 14 Uhr.

Schärfer faßt man den Tatbestand, wenn man Abschnitte mit „einheitlicher“ Faktorenkombination herausgreift, also z. B. Bienen betrachtet, die nahezu gleichzeitig zur Trachtquelle abflogen und anschließend nebeneinander auf der Wabe tanzten. Welch krasse Unterschiede dabei auftreten können, lehrt folgendes Beispiel:

Am 24. 8. 58 kehrten kurz hintereinander um 16.10 Uhr die Sammlerinnen 352 und 54 vom Futterplatz 600 m heim. In abwechselnder Messung bestimmte ich für die erste eine Tanzgeschwindigkeit von 6,47 und 6,52 Schw./15 sec, für die zweite dagegen die Werte 5,40 und 4,97; im Mittel also 6,49 bzw. 5,18 Schw./15 sec, was einem Zeitunterschied von rund 3 sec für die abgestoppten 5 Schwänzelläufe entspricht. Die erste Frequenz würde durchaus einer 385 m-Nahsammlerin „zustehen“, während das Tempo 5,18 bei den herrschenden Wetterverhältnissen ($T_A = 19^\circ$, $T_I = 32^\circ\text{C}$, SW-Wind 0,2 m/sec) nach den Angaben auf S. 62 „normalerweise“ auf einen Futterplatz in 730 m Entfernung hinweist, ja evtl. sogar von einer raschen 900 m-Biene stammen könnte. Der Einwand, daß es sich um

„Ausreißer“ gehandelt hat, die an anderer Stelle sammelten, ist tatsächlich berechtigt. Doch wurden beide bei der Ankunft am 600 m-Schälchen registriert.

Schließlich zeigt Tabelle 37, ein Protokollauszug vom 11. September 1958, daß solche „Extremwerte“ auch dann auftreten, wenn im Stadtgebiet, das zu dieser Zeit an natürlicher Tracht praktisch frei ist, nur 1 Futterplatz aufgestellt wird.

Tabelle 37. *Auszug aus dem Versuchsprotokoll vom 11. 9. 58*

Stadtvolk, Futterplatz 385 m NNE. Tagesdurchschnitt der Frequenz 6,10 Schwl./15 sec. Außenfaktoren während der dargestellten 12 Minuten ohne merkbare Änderung.

Uhrzeit	T_A	T_I	Wind	Bewölkung	Biene Nr.	Einzelmessungen (Tanzphasen)	Durchschnittsfrequenz
12.36	18	35	W1	●	58	5,86 6,00 6,30	6,05
12.37					59	7,43 7,14	7,29
12.44	18	35	W1	●	58	5,68 6,25 6,00	5,98
12.45					59	7,14 7,14 6,70	6,99
12.47	18	35	W1	●	63	5,77 5,82 5,60	5,73
12.48					49	5,91 5,25	5,58

Solche individuellen Unterschiede in der Höhe der Frequenz von gleichzeitig, also unter ähnlichen Außenbedingungen fliegenden Bienen, können verschiedene Ursachen haben:

Zunächst handelt es sich um Schwankungen, die sich gesetzmäßig erfassen lassen. Auf höchster Ebene ist die *Art- und Rassenzugehörigkeit* der Sammlerin von Bedeutung. Während die Art im allgemeinen eindeutig festliegt, ist schon wegen der Möglichkeit mehrfacher Begattung der Königin (RUTTNER 1957) Reinrassigkeit des Versuchsvolkes nicht immer gesichert; vielleicht läßt sich so ein Teil der *Stockspezifität* der Frequenz erklären. Dies unterschiedliche Tanzniveau ist anhand der Abb. 20 gut zu erkennen. Die Kurven stammen von den Versuchsvölkern der Jahre 1956 und 1957, welche beide mit Geschwisterköniginnen beweiselt waren. Betrachtet man jeweils die senkrecht übereinanderstehenden Kurvenpunkte — wodurch ein Temperatureinfluß ausgeschaltet wird —, so zeigt sich, daß die Tänze des zweiten Volkes fast durchweg rascher waren. Dementsprechend liefert auch der paarweise statistische Vergleich mit anschließender zusammenfassender Beurteilung über χ^2 einen *P*-Wert, der unter 10^{-10} liegt, also die volkspezifischen Unterschiede als hochsignifikant kennzeichnet.

Für die Erklärung der Differenzen in der letzten Spalte von Tabelle 37 sind jedoch andere Gesichtspunkte wichtiger als Art, Rasse und Volk. Denn es handelt sich ja bei den beobachteten Bienen um Angehörige desselben Stocks — allerdings von verschiedenem *Flugalter*. Die Beziehung zwischen Alter und Frequenz wurde schon 1958 von SCHWEIGER untersucht (vgl. auch S. 9). In der altersmäßigen Streuung innerhalb der Sammelschar haben wir eine wesentliche Quelle für

die Reststreuung der Tänze. Die Frage ist, ob über solche altersbedingten Schwankungen hinaus individuelle Abweichungen vorhanden sind, in denen dann sozusagen der „Charakter“, ein unterschiedliches „Temperament“ der Tänzerinnen zum Ausdruck käme. Um dies entscheiden zu können, müssen Bienen wie in Tabelle 37 unter denselben Außenbedingungen — also möglichst gleichzeitig — tätig sein, aber dazu noch gleiches Flugalter haben.

Zu diesem Zweck markierte ich im Thermostat geschlüpfte Bienen vor dem Zusetzen zum Versuchsvolk und beobachtete ihr erstes Erscheinen am Zuckerwasser, wo sie dann individuell gezeichnet wurden. Ich stellte die Versuche im Herbst an, um zu vermeiden, daß vor der künstlichen Futterstelle schon natürliche Trachtquellen angefliegen wurden. Aus den Protokollen suchte ich nachträglich solche Tänze dieser Bienen heraus, die nicht mehr als 15 min auseinanderlagen. Für die Differenzen errechnete ich mit Hilfe der χ^2 -Methode eine Gesamtbeurteilung (KOLLER 1940). Als Beleg sind in Tabelle 38 für jede Futterplatzentfernung die Tagesdurchschnitte zweier Sammlerinnen aufgeführt; daneben steht die Summe der beobachteten Tänze und der zusammenfassende *P*-Wert für die Einzeldifferenzen.

Tabelle 38

Individuelle, nicht altersbedingte Unterschiede in der Tanzfrequenz volkgleicher Bienen

Die Sammlerinnen hatten dasselbe Flugalter und trafen während Flug und Tanz weitgehend ähnliche Außenbedingungen an. Der Unterschied im Zeitpunkt der Tänze betrug für den Vergleich maximal 15 min.

a) Futterplatz 385 m, Versuchsjahr 1958 (Stadtvolk)						
Biene	Durchschnittsfrequenz an den einzelnen Versuchstagen					Σn
	24. 9.	27. 9.	28. 9.	29. 9.	30. 9.	
41	6,34	6,24	5,89	6,09	6,15	128
78	6,90	6,54	6,42	6,61	6,46	77
10-12						
(Erster Ausflug und Markierung am Futterplatz: 23. 9. 58)						
b) Futterplätze 600, 900, 1250 m, Versuchsjahr 1958 (Parkvolk)						
Biene (Futterplatz)	Durchschnittsfrequenz an den einzelnen Versuchstagen				Σn	<i>P</i>
	1. 9.	2. 9.	3. 9.	4. 9.		
51		6,61	6,12	6,27	26	10-9
(600)						
62		5,85	5,62	5,70	29	10-11
(600)						
24			4,33	4,38	15	
(900)						
85			4,87	5,40	16	10-3
(900)						
7	4,56	4,46	4,15	4,30	21	
(1250)						
02	4,71	4,62	4,54	4,57	30	
(1250)						

(Erster Ausflug und Markierung am Futterplatz: 30. 8. 58)
Leere Felder: keine vergleichbaren Tänze beobachtet

Es zeigte sich, daß auch unter den genannten Bedingungen zum Teil sehr deutliche Abweichungen in der Frequenz vorhanden sind, für die sicher ein unterschiedliches Temperament der Tänzerinnen mitverantwortlich ist. So waren z. B. von den 28 Vergleichsmöglichkeiten der 8 überprüften Nahsammlerinnen 11 Differenzen mit $P < 0,1\%$ sehr gut gesichert. Es gibt also unter den Bienen hinsichtlich des Tanztempos von Grund auf „phlegmatische“ (besonders eindrucksvoll die Nr. 24 in Tabelle 38!) und andere sehr „impulsive“ Naturen, wobei stets einige einander ähnlich sind. Tanzfrequenz und Tanzeifer sind dabei nicht gekoppelt. Auch „gute“, d. h. häufig und ausdauernd werbende Tänzerinnen können ein gemessenes Tempo zeigen, und andererseits beobachtet man gelegentlich sehr schnelle Kurzmeldungen.

Bisher wurden die Weisungen *verschiedener* Bienen miteinander verglichen. Wären Alter und Temperament die letzten Ursachen der Streuung, so dürften aufeinanderfolgende Tänze *ein und derselben* Sammlerin bei unveränderter Umwelt nicht oder nur unbedeutend schwanken. Das ist aber keineswegs der Fall.

Schon während der Versuche fiel auf, daß ab und zu eine Biene völlig unmotiviert ein rascheres oder langsamerer Tempo einschlug: so z. B. am 8. Juli 1957 die Nr. 103, bei der eine um 17.15 Uhr gemessene Frequenz von 6,88 Schw./15 sec ganz aus dem Rahmen fällt (unmittelbar vorhergehende Tänze dieser Arbeiterin: 7,42 und 7,46, folgende: 7,35 und 7,08 Schw./15 sec). Einen ähnlichen Tatbestand zeigt die letzte Spalte der Tabelle 37 für die Angaben der Nr. 59, und schließlich Abb. 14, wo die Kurve der Biene 33 zwischen 12.30 und 13 Uhr bemerkenswerte Unstetigkeiten aufweist, obwohl die Wetterelemente nur wenig schwanken (bis ins letzte läßt sich die Übereinstimmung der Verhältnisse natürlich nie feststellen).

Insgesamt ist zu sagen, daß auch zwischen den Tänzen derselben Biene unter weitgehend einheitlichen Bedingungen noch erhebliche Divergenzen bleiben. Diese Schwankungen haben genauso wie die Frequenzänderungen im Gefolge wechselnder Außenfaktoren statistische Realität: für 3 genauer untersuchte Arbeiterinnen, deren Daten in Tabelle 39 unter II und III zusammengestellt sind, ergab sich in beiden Fällen ein Gesamt- $P < 10^{-12}$. Dem absoluten Betrag nach sind beide Formen der Variabilität sogar von gleicher Größenordnung: im betrachteten Beispiel etwa 0,2–0,4 Schw./15 sec ($P_A = 0,55$). Berücksichtigt man jedoch einen evtl. vorhandenen Trend in den Änderungen der Frequenz, so ergibt sich ein sehr wesentlicher Unterschied: Bei konstanter Umwelt (d. h. kurz hintereinander bestimmten Tänzen) ist eine Abweichung in bestimmter Richtung völlig ungesichert ($P = 0,98$, Tabelle 39, II). Von solchen Meldungen weist also regellos einmal die zeitlich frühere, dann die nächstfolgende den rascheren Rhythmus auf. Dagegen ist für das Tanztempo einer Biene unter entscheidend abweichenden Flugbedingungen charakteristisch, daß die Differenzen überwiegend dasselbe Vorzeichen haben, also auf gleichsinnigen Änderungen beruhen ($P = 6 \cdot 10^{-6}$, Tabelle 39, III).

Tabelle 39

Biometrische Daten zur Variabilität der Tanzfrequenz dreier typischer Sammlerinnen
8. und 12. 7. 57, Stadtvolk, Futterplatz 385 m NNE.

		Biene 60		Biene 103		Biene 257		Zu- sammen- fassende Be- urteilung
		8. 7.	12. 7.	8. 7.	12. 7.	8. 7.	12. 7.	
I. Variabilität innerhalb eines Tanzes, d.h. zwischen den einzelnen aufeinanderfolgenden Messungen, „Tanzphasen“ φ								
$\overline{\Delta\varphi}$, rein dem Betrag nach umgerechnet auf gerichtete Änderung		0,20	0,29	0,27	0,27	0,23	0,22	
n		40	76	34	8	57	20	
P für Realität der Abweichung		10^{-9}	10^{-14}	10^{-7}	10^{-3}	10^{-10}	10^{-5}	$<10^{-12}$
für Vorhandensein eines Trends		0,09	0,42	0,71	0,83	0,03	0,09	0,08
II. Variabilität zwischen aufeinanderfolgenden Tänzen derselben Sammlerin, d.h. zwischen Meldungen nach Flügen unter weitgehend gleichen Bedingungen								
$\overline{\Delta f}$, rein dem Betrag nach umgerechnet auf gerichtete Änderung		0,26	0,26	0,23	0,25	0,24	0,26	
n		36	55	39	23	39	29	
P für Realität der Abweichung		10^{-9}	10^{-11}	10^{-7}	10^{-7}	10^{-9}	10^{-7}	$<10^{-12}$
für Vorhandensein eines Trends		0,66	0,88	0,63	0,56	0,58	0,97	0,98
III. Variabilität zwischen Tänzen unter den verschiedenen Bedingungen des 8. bzw. 12. Juli 1957 (ΔT_A rund 10^0 C). Paarweise Zuordnung von Meldungen zu ähnlicher Tageszeit								
$\overline{\Delta f}$, dem Betrag nach . . .		0,29		0,44		0,25		
gerichtete Änderung		+0,17		+0,36		+0,17		
n		34		21		24		
P für Realität der Abweichung		10^{-5}		10^{-5}		10^{-7}		$<10^{-12}$
für Vorhandensein eines Trends		10^{-2}		10^{-3}		10^{-3}		$6 \cdot 10^{-6}$

Mit den unsystematischen Schwankungen der Frequenz bei aufeinanderfolgenden Tänzen einer Arbeiterin stoßen wir auf eine Variabilität, für die die Beziehung „zufällig“ berechtigt ist. Das erhellt besonders daraus, daß sogar noch *innerhalb desselben Tanzes* Unterschiede in der Wendungsrhythmik vorhanden sind, wie sich bei mehrfacher Bestimmung ergibt. Diesen Tanzphasen liegen aber nun eindeutig dieselben Verhältnisse zugrunde — sowohl in bezug auf Außenfaktoren beim Flug und am Tanzplatz, als auch im Hinblick auf innere Gegebenheiten wie Alter und Temperament der Sammlerin. Trotzdem sind die Differenzen beachtlich. (Über mögliche Meßfehler s. unten.)

Als Beleg dafür dient nochmals Tabelle 37. Die Rubrik „Einzelmessungen“ zeigt, daß die Zahl der Wendungen pro Zeiteinheit bald größer, bald kleiner ist, ohne daß sich hierfür eine Gesetzmäßigkeit finden läßt. Darauf hat schon HERAN

(1956) hingewiesen. Auch bei Bienen, die stets vom Eintreffen im Stock bis zum erneuten Abflug durchgehend beobachtet wurden, konnte ich keinen systematischen Gang im Tempo der einzelnen Tanzphasen feststellen. Demgemäß ergab sich auch aus den der Tabelle 39 zugrunde liegenden Daten mit $P=0,08$ keine statistische Sicherung eines Trends. Abweichungen im Umfang von 1 Schwl./15 sec kamen gelegentlich vor. Durchschnittswerte sind für eine Futterplatzentfernung von 385 m (ermittelt nach Versuchen am 8. und 12. 7. 57, Tabelle 39, I) 0,2—0,3 Schwl. je 15 sec — entsprechend einem Zeitunterschied von 0,3—0,4 sec bei der Abnahme von 5 Durchläufen. Für 1250 m errechnete ich anhand der Messungen vom 5. 8. bzw. 11. 10. 58 etwa 0,1 Schwl./15 sec — entsprechend einer Zeitdifferenz von 0,4 bzw. 0,6 sec auf 5 Wendungen. Diese Schwankungen in den Angaben der Bienen sind gesichert. (Nach Tabelle 39, I ist $P<10^{-12}$). Welches Tanzelement der Streuung am stärksten unterliegt, war durch visuelle Beobachtung nicht zu klären.

Vergleicht man die einzelnen Formen der Variabilität, so ist zu erkennen, daß sich die Unregelmäßigkeiten „innerhalb eines Tanzes“ und „zwischen aufeinanderfolgenden Tänzen derselben Biene“ weder dem Betrag nach noch hinsichtlich einer eventuellen Richtung der Abweichungen signifikant unterscheiden ($P=0,62$). Damit ist auch unwahrscheinlich, daß sich in der wechselnden Frequenz aufeinanderfolgender Tänze die Wirkung eines zusätzlichen Außenfaktors abzeichnet, welcher in ähnlicher Weise fluktuiert wie die Meldungen selbst. Es ist nicht notwendig, zur Erklärung der „Reststreuung“ auf unbekannte Wetterelemente zurückzugreifen.

Da exogene Ursachen zumindest als Ursache der Schwankungen innerhalb der Tänze ausscheiden — woher rühren dann die Unstimmigkeiten zwischen den einzelnen Tanzphasen, und darüber hinaus zwischen aufeinanderfolgenden Tanzdurchschnitten? Mehrfach konnte ich feststellen, daß Fehler in der Entfernungsangabe durch übermäßiges Gedränge der Nachläuferinnen zustande kommen. Ein Frequenzabfall kann also seinen Grund in einer zufälligen Störung beim Tanz haben. Aber eine Beschleunigung des Tempos? Denkbar ist, daß es sich in beiden Fällen um eine echte Fehlanzeige aus eigenem „Unvermögen“ der Sammlerin handelt. Ein Bientanz ist offenbar kein Vorgang, der mit maschineller Präzision abläuft, sondern ist als komplizierte biologische Erscheinung mit einer Ungenauigkeit behaftet, die bei den Analysen als „Reststreuung“ zum Vorschein kommt.

Endlich — und eigentlich sehr naheliegend — kommen bei solchen Divergenzen aber auch *Meßfehler des Beobachters* in Betracht, die als 3. Gruppe neben den äußeren und inneren Ursachen der Variabilität stehen, und für die ich abschließend noch einige Zahlen nennen möchte. Persönliche Reaktionsträgheit, Müdigkeit nach langer Versuchszeit, schlechte Lichtverhältnisse am Abend können hier hereinspielen. Die Größenordnung solcher Meßfehler läßt sich höchstens annähernd und auf Umwegen bestimmen, da ein Normwert der Frequenz auch unter einheitlichen Bedingungen nur rechnerisch existiert.

Zunächst wurden 5 Durchläufe einer Biene durch 2 Beobachter gleichzeitig abgestoppt. Dabei ergab sich nur einmal eine Diskrepanz von 0,3 sec, im Mittel differierten die Messungen um 0,1 sec, was in guter Übereinstimmung mit den Angaben HERANS steht. Weiterhin versuchte ich, die Zeit für jeweils 5 Schwingungen eines Uhrenpendels in der Weise festzustellen, daß ich stets am Umkehrpunkt abstoppte, was mit der Erkennung des Einschwenkens einer Tänzerin in die Schwänzelstrecke eine gewisse Ähnlichkeit hat. Schließlich wurde in einem dritten Test der Durchgang eines Sekundenzeigers bei 10, 20, 30...sec mit Hilfe der Stoppuhr bestimmt. Als höchste Abweichung einer Einzelmessung vom Sollwert erhielt ich dabei 0,2 sec. Für die Frequenz einer Nahsammlerin bei 385 m würde das eine Änderung von etwa 0,1, und für 1250 m Futterplatzdistanz von 0,05 Schwl. je 15 sec bedeuten. Die *durchschnittliche* Differenz bei derartigen Doppelbestimmungen betrug jedoch nicht 0,2, sondern nur 0,06 sec.

Diese indirekt erschlossenen Meßfehler reichen nicht aus, um die beobachteten Schwankungen im Verlauf der Tanzphasen einer Sammlerin zu verstehen. Die Abweichungen innerhalb desselben Tanzes liegen ja in den untersuchten Fällen im Durchschnitt bei 0,4 sec/5 Schwl. (s. oben). Selbst wenn man annimmt, daß an diesem Wert zufällig stets 2 entgegengesetzte Fehler bei den beiden Zeitmessungen beteiligt sind, so bliebe nach Abzug von $2 \cdot 0,06$ noch immer eine echte Diskrepanz in der Weisung der Bienen von knapp 0,3 sec/5 Schwl. bestehen. Die Angaben einer Sammlerin differieren also in verschiedenen Phasen desselben Tanzes, und von Ausflug zu Ausflug (vor allem unter sich ändernder Umwelt) stärker, als dies auch in ungünstigstem Fall durch die zweifellos vorhandenen Meßfehler zu erklären ist.

Der Vergleich der Variabilität in ihren verschiedenen Formen unterstreicht noch einmal die Bedeutung der Außenfaktoren für die Tänze der Bienen, womit sich ja die vorhergehenden Kapitel dieser Arbeit ausführlich befaßten. Es ist erstaunlich, daß die ausfliegenden Neulinge trotz einer so vielfachen Modifizierung der Tanzfrequenz richtig zum Futterplatz finden — sei es, daß sie mehrere Umläufe bei der Anwerbung verfolgen und mitteln, sei es, daß sie auf ein anderes Signal darin achten, das in geringerem Maß Schwankungen unterworfen ist.

Zusammenfassung

Bei Versuchen, die in 3 Jahren mit 4 verschiedenen Völkern der Rasse *Apis mellifica carnica* durchgeführt wurden, konnte ich rund 62000 Messungen und die jeweils herrschenden Umweltbedingungen registrieren. Der Hinflug der Sammlerinnen zur Trachtquelle erfolgte sowohl nach NE als auch in entgegengesetzter Richtung; die Entfernung Stock—Futterplatz wurde zwischen 385 und 1250 m variiert. Ein heizbarer Beobachtungsstock mit Einrichtungen zur Bestimmung der Innentemperatur ist beschrieben.

Bei der statistischen Auswertung konnten folgende Ergebnisse gesichert werden:

1. Die Tanzgeschwindigkeit der Bienen steht in engem Zusammenhang mit der „*Wetterphase*“ als Summenmaß für die meteorologische Konstellation. Tänze bei Wetterphase 3 (übersteigertem Schönwetter) sind beschleunigt, bei Phase 5 und 6 (vollzogenem Wetterumschlag und beginnender Beruhigung) dagegen verlangsamt.

2. Die Frequenz weist einen *Jahresrhythmus* auf. Dieser ist gekennzeichnet durch hohe Werte zur Zeit sommerlicher Hitze und tiefere Werte zu Beginn und gegen Ende der jährlichen Sammelperiode. Unstetigkeiten des Frequenzverlaufs lassen sich kurzfristigen Schwankungen vor allem der Außentemperatur zuordnen. Die Singularitäten des Wettergeschehens wie Schafskälte oder Altweibersommer haben somit ihre Entsprechung in den Bientänzen. Die Regressionsgleichungen für diesen Zusammenhang werden angegeben.

3. Im Gegensatz zum Jahresgang ist der *Tagesgang* der Frequenz vielfach durch unübersichtliche Schwankungen charakterisiert und zeigt Merkmale, die bei den Wetterelementen nicht vorkommen. Stets ist ein abendliches Absinken des Tanztempos zu erkennen, im übrigen treten jahreszeitliche Unterschiede stark hervor. Auffällig ist eine Parallelität zum Gang der Stockinnentemperatur am Tanzplatz.

Die Einzelanalyse versucht, die gemeinsame Wirkung der Wetterfaktoren zu entflechten, und zeigt, welche Größen zur Erklärung der Variabilität der Tänze herangezogen werden können, und welche für eine Beeinflussung von vornherein ausscheiden:

4. Weder die absolute Intensität der *Globalstrahlung* noch der Grad ihrer Schwächung durch Dunst oder *Bewölkung* stehen in nachweisbarer, direkter Beziehung zu den Entfernungsangaben der Bienen.

5. Die Frequenz ist eindeutig mit der *Außentemperatur* korreliert. Nach einem Flug bei hoher Luftwärme wird rascher getanzt als bei kaltem Wetter. Der Anstieg der Frequenz mit der Außentemperatur erfolgt aber nicht linear, sondern steiler im unteren, flacher im oberen Temperaturbereich. Trotz unterschiedlicher Einwirkungsdauer der Temperatur ist die absolute Änderung der Tanzgeschwindigkeit bei allen geprüften Flugweiten gleich groß. Sie beträgt im Mittel 0,3–0,4 Schwl. pro 15 sec und 10° C Temperaturzunahme. Der *Temperaturkoeffizient* Q_{10} liegt damit *erstaunlich niedrig* (maximal bei 1,15). Er ist ebensowenig wie die thermische Aktivierungsenergie μ über den ganzen Temperaturbereich konstant. Eine logarithmische Gleichung der Form

$$f = 0,7 \log (T_A - 12) - 4,4 \log d + 17,2$$

gestattet eine recht scharfe Berechnung der Tanzfrequenz f für verschiedene Außentemperatur T_A (° C) und Futterplatzdistanz d (m).

6. Auch zwischen *Stockinnentemperatur* und Tanzrhythmus besteht ein klarer Zusammenhang. Die Zahl der Wendungen pro Zeiteinheit wächst mit zunehmender Temperatur auf dem Tanzplatz. Bei länger

dauernden Überhitzungen erscheinen die Frequenzmaxima häufig gekappt. Durch dieses Adaptationsphänomen wird eine gewisse Standardisierung der Angaben erreicht. Über das gesamte geprüfte Intervall betrachtet, sind Außen- und Innentemperatur etwa gleich wirksam.

7. Wird die *Futtertemperatur* unabhängig von Strahlung und Lufttemperatur variiert, so zeigt sich, daß ein Schluck eines um 10°C erwärmten Zuckerwassers die Tänze der Sammlerinnen um 0,1 Schwl. je 15 sec beschleunigt. Wird eine kalte Lösung gereicht, so liegt die Frequenz entsprechend unter der Norm. Nach dem Ausmaß der Tanzänderung hat die Temperatur der Tracht gegenüber der Außentemperatur nur geringe Bedeutung.

8. Ein Teil der Variabilität der Tänze ist auf Schwankungen der *Luftfeuchtigkeit* zurückzuführen. Die Feuchte äußert sich in den Weisungen verschieden, je nach der gleichzeitig herrschenden Lufttemperatur: Bei kühler Witterung fehlt eine systematische Änderung der Frequenz mit der Feuchte. Oberhalb 25°C wächst die Tanzgeschwindigkeit mit zunehmendem Sättigungsdefizit. Demgemäß ist bei Schwüle ein langsames Tempo zu beobachten. *Niederschläge* sind, falls die Sammeltätigkeit weitergeht, ohne erkennbare Wirkung auf die Entfernungsangaben der Bienen.

9. Ein Einfluß der absoluten Höhe des *Luftdrucks* auf die Wendungsrhythmik läßt sich anhand der vorliegenden Messungen nicht nachweisen. Vergleicht man jedoch Tänze bei steigendem und fallendem Druck, so ergibt sich eine nach der Flugweite abgestufte Beziehung in Form einer schwachen Frequenzzunahme bei steigender *barometrischer Tendenz*, also i. allg. bei Annäherung eines Hochdruckgebiets.

10. Die Tanzgeschwindigkeit steht in deutlichem Zusammenhang mit der Größe der in Zielrichtung angreifenden Windkomponente. Sie wechselt daher je nach der *Windrichtung*, und zwar in folgendem Sinn: Rückenwind beim Hinflug zum Futterplatz führt zu rascherem Tanztempo, Gegenwind erniedrigt die Frequenz. Die Werte für Seitenwind liegen auf mittlerem Niveau, gleichgültig ob die Versetzung der Biene nach links oder rechts erfolgt. Eine über die meist erhöhte Außentemperatur hinausgehende Stimulierung bei *Föhn* erreicht auf Grund der vorliegenden Daten mit $P=0,08$ die Warngrenze nicht. — Die bei Windstille gemessenen Tänze sind schneller als bei Seiten- und langsamer als bei Rückenwind. Kräftige Luftbewegung verstärkt die hinsichtlich der Richtung beobachteten Phänomene: Die Höhe der Frequenz ist bei Mitwind positiv, bei Gegenwind negativ mit der *Windgeschwindigkeit* korreliert. Bei einer Zunahme derselben um 2 m/sec steigt oder sinkt das Tanztempo um etwa 0,2 Schwl./15 sec, falls die Anströmung der Biene direkt von hinten oder vorn erfolgt. Gemessen am Umfang der Frequenzänderungen war die Außentemperatur die einflußreichste der geprüften Größen, obwohl auch dort die Auswirkungen relativ gering sind.

Die Angaben einzelner Sammlerinnen, die gesondert ausgewertet wurden, stimmen für alle Flugweiten mit den aufgeführten Ergebnissen voll überein. Da die Gesetzmäßigkeiten sich auch nach weitgehender Eliminierung von Störfaktoren nicht prinzipiell änderten, ist die Annahme berechtigt, daß es sich dabei nicht nur um Korrelationen, sondern um einen echten Kausalzusammenhang handelt.

Den Frequenzänderungen im Gefolge wechselnder Außenbedingungen sind stets überlagert individuelle Unterschiede auf Grund abweichenden Alters und Temperaments. Es ist nicht erforderlich, zur Erklärung einer noch verbleibenden „Reststreuung“ die Wirkung weiterer, unbekannter Umweltfaktoren anzunehmen. Die Differenzen zwischen den Weisungen einer Sammlerin bei kurz aufeinanderfolgenden Ausflügen liegen nämlich in der gleichen Größenordnung wie die Unregelmäßigkeiten zwischen verschiedenen Phasen ein und desselben Tanzes. Zweifelloso vorhandene Meßfehler fallen im Vergleich zu den beobachteten Frequenzschwankungen nicht ins Gewicht.

Summary

In the present study the influence of exogenous factors on the frequency of the waggle-dance (“Schwänzeltanz”) of the honeybee is examined. Experiments were carried out during 3 years with 4 different colonies of the race *Apis mellifica carnica*. 62000 data of dances and the corresponding conditions in the environment of the bees during flight, at the artificial feeding places and in the hive were recorded. The direction of flight was both to the north-east and to the south-west; the distances between the hive and the food varied from 385 m up to 1250 m. Equipment suitable to heat the observation hive and to determine its internal temperature is described on p. 13.

The following results were shown to be statistically significant:

1. The frequency of the waggle-dance is closely connected with the “weather phase”, a comprehensive estimation of the meteorological conditions. Dances in phase 3 (i.e. exceeded fair weather) are accelerated, whereas in phase 5 and 6 (weather change accomplished and beginning stabilization) they are retarded.

2. The frequency shows an *annual rhythm*, characterized by high values during hot weather in summer and lower values in the beginning and by the end of the annual foraging period. Deviations in the annual course may be attributed to short-termed fluctuations of the outside temperature. Peculiar weather conditions, such as “Schafskälte” or Indian summer, are expressed in the dances of the bees. Equations of the regression of temperature on frequency are given on p. 37.

3. In contrast to the annual rhythm of frequency, the *diurnal curve* is in many cases characterized by unaccountable oscillations. The latter are unconnected to the changes of weather elements and are variable

in the different seasons. However, the rate of waggle-dances is always slowed down in the evening. A remarkable parallelism was also recorded between the internal temperature of the dance floor and the course of frequency of the bees.

Attempts to analyse the complex effect of weather conditions in order to single out those factors which may be responsible for the variability of the dances and to eliminate those which are of no importance led to the following results:

4. Neither the absolute intensity of global *radiation* nor the rate of its attenuation due to haze or cloudiness can be related with the data on the dances.

5. The frequency is clearly correlated with the *temperature outside the hive*. Waggle-dances are faster (i.e. more wagging lines per unit of time) after a flight in high temperature than in cold weather. The increase of frequency is, however, not linear, but steeper at lower and flatter at higher temperatures. The change of the frequency seems to be independent of the duration of the temperature influence at all flight distances examined. It amounts to an average of 0,3–0,4 turns per 15 seconds as temperature rises by 10° C. Thus, *the temperature coefficient* (Q_{10}) *is surprisingly low*, 1,15 being the maximum value. Neither for Q_{10} nor for μ , i.e. the thermal activation energy could any constancy be observed in the entire range of temperatures. A logarithmic equation of the form $f = 0,7 \log (T_A - 12) - 4,4 \log d + 17,2$ allows to compute the frequency of waggle-dance f at different external temperatures T_A (°C) and distances of the food source d (m).

6. There is also a clear connexion between the *temperature inside the hive* and the rhythm of dances. The number of turns per unit of time increases, if the temperature on the comb is raised. However, if overheating is continued for a long time, the top frequencies seem to be adaptively lowered. Regarding the entire interval examined, inside and outside temperatures are of about the same effect on the dances.

7. If the *temperature of the food* is altered independent of radiation and air temperature by offering sugar water warmed from 25 to 35° C, the dances are accelerated by 0,1 turns per 15 seconds. If, on the other hand, a cold solution is fed, the frequency is below normal.

8. Some of the variability of the dances may be ascribed to fluctuations of *atmospheric humidity*. The information of the bees is influenced by moisture in different ways depending on the external temperature at the same time. There is no traceable effect of humidity on frequency in cool weather. At temperatures above 25° C, the frequency of the dances rises as humidity decreases. (Hence the dances are carried on at a slower pace in sultry weather.) No evidence could

be found that rainfall has any influence upon the rhythm of dances, provided that foraging continues.

9. The absolute level of *atmospheric pressure* is of no influence on the dances. However, increasing air pressure leads to a slight acceleration of dancing, indicating that it is the *barometric tendency* which is of importance.

10. There is a close relation between the rate of the wagging lines in the dance and the vector of wind velocity in direction to the feeding place. The frequency varies depending on *wind direction* in the following way: Flight to the food source with tail wind increases, head-wind lowers the frequency. The values for cross-wind stand on medium level, no matter whether the bee is displaced to its left or its right. No special stimulation by "Föhn" (this is a characteristic "fall down" wind) could be detected. When it is calm, the frequency of dances is higher than after a flight in side-wind; but it is slower than in tail wind. Vigorous air currents intensify these effects: The correlation between *wind velocity* and dancing rhythm is negative if the bees fly out against the wind, and positive if the blow gets behind the bees on their way to the feeding place. The frequency differs by 0,2 turns per 15 seconds if the bee is hit by an air current of 2 m per second blowing directly from behind or from the front. Judged from the extent of the rate change of dancing, the external temperature was the weightiest of the factors examined, though even here the effects are small.

If analysed separately, the information of individual forager bees is in full accordance with the results stated above. As the "frequency rules" did not change after disturbing factors had been eliminated, it is assumed, that there is not only a correlation but a true causality.

There are individual differences between the bees due to age and temperament. These are always superimposed upon the changes of frequency as a consequence of varying external conditions. It is not necessary to assume further environmental influences to account for the remaining deviations. The differences between the messages of one individual bee, delivered after two successive flights, are of the same extent as the variation between several phases of the same dance. There are without doubt some personal errors in the observation, but those are by no means of great value compared with the real fluctuations of frequency as recorded.

Verzeichnis der verwendeten Abkürzungen und Symbole

1. Tanzgrößen

f	Tanzfrequenz, -rhythmus, -tempo, -geschwindigkeit (Schwl./15 sec)
φ	Geschwindigkeit einer einzelnen Tanzphase (Schwl./15 sec)
τ	Zeitdauer für 1 Schwänzellauf, Umlauf, Wendung (sec)

2. Außenfaktoren

W_{ph}	Wetterphase
S	Intensität der Globalstrahlung ($\text{cal/cm}^2 \cdot \text{min}$)
ϑ	Absolute Temperatur ($^{\circ}\text{K}$)
T_A	Außentemperatur ($^{\circ}\text{C}$)
T_I	Stockinnentemperatur ($^{\circ}\text{C}$)
T_F	Futtertemperatur ($^{\circ}\text{C}$)
AF	Absolute Feuchtigkeit (g/m^3 bzw. Torr)
RF	Relative Feuchte (%)
SD	Sättigungsdefizit (g/m^3 bzw. Torr)
B	Luftdruck (mb bzw. Torr)
V	Windgeschwindigkeit (m/sec)
R	Windrichtung
d	Entfernung des Futterplatzes (m)

3. Statistische Größen

n	Zahl der Werte in den einzelnen Klassen
N	Umfang des Gesamtkollektivs
g	Zahl der Freiheitsgrade
SAQ	Summe der Abweichungsquadrate
s	Streuung, z. B. s_f = mittlere Abweichung der Einzelmessungen, $s_{\bar{f}}$ = mittlerer Fehler des Durchschnitts
s^2	Varianz
Δ	Differenz, Abweichung
b	Regressionskoeffizient
r	Korrelationskoeffizient
z	Korrelationsziffer
χ^2	Prüfgröße der χ^2 -Verteilung (PEARSON)
t	Prüfgröße der t -Verteilung (STUDENT)
F	Prüfgröße der F -Verteilung (R. A. FISHER)
P	Überschreitungswahrscheinlichkeit ($1 - P$ = statistische Sicherheit)

Schema der Indizierung siehe Tabelle 2, S. 23.

Literatur

- ALLEN, M. D.: Respiration rates of worker honeybees of different ages and at different temperatures. *J. exp. Biol.* **36**, 92—101 (1959).
- ALTMANN, G.: Untersuchungen über den Wasserhaushalt der Honigbiene. *Ann. Univ. Saraviensis, Naturw.* **7**, 1—38 (1958).
- ANGERER, E. v., u. H. EBERT: Technische Kunstgriffe bei physikalischen Untersuchungen, 11. Aufl., 369 S. Braunschweig 1957.
- ARMBRUSTER, L.: Über den Wärmehaushalt im Bienenvolk. *Arch. Bienenk.* **4**, 268—270 (1922).
- Der Wärmehaushalt im Bienenvolk. 120 S. Berlin 1923.
- Über den Wärmehaushalt im Bienenvolk. *Arch. Bienenk.* **6**, 29—47 (1924).
- , u. J. KLEK: Die Bienenkunde des Altertums. III. *Arch. Bienenk.* **3**, 251—318 (1921).
- ASCHOFF, J.: Zeitgeber der tierischen Tagesperiodik. *Naturwissenschaften* **41**, 49—56 (1954).
- Exogene und endogene Komponente der 24-Stunden-Periodik bei Tier und Mensch. *Naturwissenschaften* **42**, 569—575 (1955).
- Der biologische Tag. *Umschau in Wiss. u. Technik* **60**, 129—132 (1960).
- BAUMGÄRTNER, H.: Der Formensinn und die Sehschärfe der Bienen. *Z. vergl. Physiol.* **7**, 56—143 (1928).

- BEAMENT, J. W. L.: The waterproofing mechanism of arthropods. *J. exp. Biol.* **36**, 391—422 (1959).
- BEECKEN, W.: Über die Putz- und Säuberungshandlungen der Honigbiene (*Apis mellifica*). *Arch. Bienenk.* **15**, 213—275 (1935).
- BĚLEHRÁDEK, J.: Temperature and living matter. 277 S. Berlin 1935.
- BERG, H.: Einführung in die Bioklimatologie. 131 S. Bonn 1947.
- Wetter und Krankheiten. 140 S. Bonn 1948.
- Atmosphäre und Wetter. 312 S. Stuttgart u. Wien 1953.
- BETHE, A.: Rhythmus und Periodik in der belebten Natur. *Studium gen.* **2**, 67—73 (1949).
- BETTS, A. D.: Das Aufnahmevermögen der Bienen beim Zuckerwasserfüttern. *Arch. Bienenk.* **10**, 301—309 (1929).
- BEUTLER, R.: Biologisch-chemische Untersuchungen am Nektar von Immenblumen. *Z. vergl. Physiol.* **12**, 72—176 (1930).
- Über den Blutzucker der Biene. *Z. vergl. Physiol.* **24**, 71—115 (1937).
- Zeit und Raum im Leben der Sammelbiene. *Naturwissenschaften* **37**, 102—105 (1950).
- Über die Flugweite der Bienen. *Z. vergl. Physiol.* **36**, 266—298 (1954).
- , u. E. OPFINGER: Pollenernährung und Nosemabefall der Honigbiene. *Naturwissenschaften* **35**, 288 (1948).
- , — Pollenernährung und Nosemabefall der Honigbiene. *Z. vergl. Physiol.* **32**, 383—421 (1950).
- BISSETZKY, A. R.: Die Tänze der Bienen nach einem Fußweg zum Futterplatz unter besonderer Berücksichtigung von Umwegversuchen. *Z. vergl. Physiol.* **40**, 264—288 (1957).
- BOCH, R.: Die Tänze der Bienen bei nahen und fernen Trachtquellen. *Z. vergl. Physiol.* **38**, 136—167 (1956).
- Rassenmäßige Unterschiede bei den Tänzen der Honigbiene (*Apis mellifica* L.). *Z. vergl. Physiol.* **40**, 289—320 (1957).
- BODENHEIMER, F. S.: Über die Temperaturabhängigkeiten der Insekten. IV. Über die Köpertemperatur der Insekten. *Zool. Jb., Abt. System., Ökol. u. Geogr.* **66**, 113—151 (1934/35).
- , u. H. Z. KLEIN: Über die Temperaturabhängigkeiten der Insekten. II. Die Abhängigkeit der Aktivität bei der Ernteameise *Messor semirufus* E. ANDRE von Temperatur und anderen Faktoren. *Z. vergl. Physiol.* **11**, 345—385 (1930).
- BORTELS, H.: Beziehungen zwischen Witterungsablauf, physikalisch-chemischen Reaktionen, biologischem Geschehen und Sonnenaktivität. Unter besonderer Berücksichtigung eigener mikrobiologischer Versuchsergebnisse. *Naturwissenschaften* **38**, 165—176 (1951).
- BRANDT, A. E.: The analysis of variance in a "2×s" table with disproportionate frequencies. *J. Amer. Statist. Ass.* **28**, 164—173 (1933).
- BRÜNNICH, K.: Von der Innenwärme des Bienenleibes. *Arch. Bienenk.* **4**, 161—164 (1922).
- BUCHNER, R.: Über das Verhalten von Bienen und Waldameisen an einem gemeinsamen Futterplatz. *Z. Bienenk.* **4**, 179—185 (1959).
- BUDDENBROCK, W. v., u. G. v. ROHR: Einige Beobachtungen über den Einfluß der Temperatur auf den Gassstoffwechsel der Insekten. *Pflügers Arch. ges. Physiol.* **194**, 468—472 (1922).
- BÜDEL, A.: Der Wasserdampfhaushalt im Bienenstock. *Z. vergl. Physiol.* **31**, 249—273 (1948).
- Schwankungen der Lufttemperatur in der Wabengasse eines brütenden Bienenvolkes. *Z. Bienenforsch.* **3**, 88—92 (1955).
- Das Mikroklima in einer Blüte. *Z. Bienenforsch.* **3**, 185—190 (1956).

- BÜDEL, A.: Physikalische Austauschvorgänge im Flugloch (Situation während der Brutzeit). Z. Bienenforsch. **3**, 221—233 (1957a).
- Das Mikroklima der männlichen Weidenblüte. Z. Bienenforsch. **4**, 21—22 (1957b).
- Réaumur und die Bienenphysik. Z. Bienenforsch. **4**, 23—37 (1957c).
- Das Mikroklima der Blüten in Bodennähe. Z. Bienenforsch. **4**, 131—140 (1959).
- , u. J. GRZIWA: Physikalische Austauschvorgänge am Flugloch (Wintersituation). Z. Bienenforsch. **3**, 139—144 (1956).
- , u. E. HEROLD: Biene und Bienenzucht. 379 S. München 1960.
- BÜNNING, E.: Die physiologische Uhr. 105 S. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1958.
- BÜTTNER, K.: Physikalische Bioklimatologie. Probleme und Methoden. 155 S. Leipzig 1938.
- BULLOCK, T. H.: Compensation for temperature in the metabolism and activity of poikilotherms. Biol. Rev. **30**, 311—342 (1955).
- BUTLER, C. G., and D. J. FINNEY: The influence of various physical and biological factors of the environment on honeybee activity. J. exp. Biol. **18**, 206—212 (1942).
- BUTTEL-REEPEN, H. v.: Sind die Bienen „Reflexmaschinen“? Experimentelle Beiträge zur Biologie der Honigbiene. 5. Stück. Biol. Zbl. **20**, 289—304 (1900).
- Leben und Wesen der Bienen. 300 S. Braunschweig 1915.
- BUXTON, P. A.: Animal life in deserts. 176 S. London 1923.
- Terrestrial insects and the humidity of the environment. Biol. Rev. (Cambridge) **7**, 275—320 (1932).
- CASPERS, H.: Periodizitätserscheinungen bei Tieren und ihre kausale Deutung. Studium gen. **2**, 78—81 (1949).
- CHALIFMAN, J. A.: Neues über die Flugtätigkeit und die Dressur der Bienen [Russ.]. Pchelovodstvo 415—418 (1950).
- Die Bienen. 215 S. Berlin 1952.
- COTTE, J.: Action des variations thermiques extérieures sur les poikilothermes. C. R. Soc. Biol. (Paris) **104**, 1018—1020 (1930).
- CURRY, M.: Bioklimatik, Bd. I, 719 S.; Bd. II, 1534 S. Riederau a. Ammersee 1946.
- DAUBERT, K., u. H. M. PETERS: Studie über biosphärische Einflüsse auf die Ab- laichdaten bei Cichliden (*Teleostei*). Zool. Anz. **156**, 140—158 (1956).
- DAZUR, W. v.: Wetterzeichen überall. 179 S. München 1959.
- DRIGBY, P. S. B.: Factors affecting the temperature excess of insects in sunshine. J. exp. Biol. **32**, 279—298 (1955).
- Flight activity in the blowfly, *Calliphora erythrocephala*, in relation to light and radiant heat, with special reference to adaption. J. exp. Biol. **35**, 1—19 (1958a).
- Flight activity in the blowfly, *Calliphora erythrocephala*, in relation to wind speed, with special reference to adaptation. J. exp. Biol. **35**, 776—795 (1958b).
- DOLBEAR, A.: The cricket as a thermometer. Amer. Naturalist **31**, 970—971 (1897).
- DOTTERWEICH, H.: Beiträge zur Nervenphysiologie der Insekten. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. **44**, 399—450 (1928).
- DUSPIVA, F., u. M. ČERNÝ: Die Bedeutung der Farbe für die Erwärmung der Käfer- elytren durch sichtbares Licht und Ultrarot. Z. vergl. Physiol. **21**, 267—274 (1935).
- EDER, R.: Die kutikuläre Transpiration der Insekten und ihre Abhängigkeit vom Aufbau des Integuments. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. **60**, 203—240 (1942).
- ESCH, H.: Analyse der Schwänzelpause im Tanz der Bienen. Naturwissenschaften **43**, 207 (1956a).
- Die Elemente der Entfernungsmitteilung im Tanz der Bienen (*Apis mellifica*). Experimentia (Basel) **12**, 439—441 (1956b).
- Über die Körpertemperaturen und den Wärmehaushalt von *Apis mellifica*. Z. vergl. Physiol. **43**, 305—335 (1960).

- FARRAR, M. D.: Metabolism of the adult honey bee. *J. econ. Entomol.* **24**, 611—616 (1931).
- FICKER, H.: Wetter und Wetterentwicklung. 140 S. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1952.
- FISHER, R. A.: Statistical methods for research workers. 239 S. Edinburgh and London 1925.
- FLECHTNER, H. J.: Du und das Wetter. 360 S. Berlin 1953.
- FRANZ, H.: Untersuchungen über den Wärmehaushalt der Poikilothermen. *Biol. Zbl.* **50**, 158—182 (1930).
- FREE, J. B., and J. SPENCER-BOOTH: Observations on the temperature regulation and food consumption of honeybees (*Apis mellifica*). *J. exp. Biol.* **35**, 930—937 (1958).
- FRISCH, K. v.: Methoden sinnesphysiologischer Untersuchungen an Bienen. In: ABDERHALDENS Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden, Abt. VI, Teil D, S. 121—178. Berlin u. Wien 1922.
- Über die „Sprache“ der Bienen. Eine tierpsychologische Untersuchung. *Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol.* **40**, 1—186 (1923).
- Sinnesphysiologie und „Sprache“ der Bienen. *Naturwissenschaften* **12**, 981—987 (1924).
- Über den Geschmacksinn der Biene. *Z. vergl. Physiol.* **21**, 1—156 (1934).
- Psychologie der Bienen. *Z. Tierpsychol.* **1**, 9—21 (1937).
- Die Tänze und das Zeitgedächtnis der Bienen im Widerspruch. *Naturwissenschaften* **28**, 65—69 (1940).
- Die Werbetänze der Bienen und ihre Auslösung. *Naturwissenschaften* **30**, 269—277 (1942).
- Die Tänze der Bienen. *Öst. zool. Z.* **1**, 1—48 (1946a).
- Die „Sprache“ der Bienen und ihre Nutzenanwendung in der Landwirtschaft. *Experientia* (Basel) **2**, 398—404 (1946b).
- Gelöste und ungelöste Rätsel der Bienen-sprache. *Naturwissenschaften* **35**, 12—23, 38—43 (1948).
- Die Polarisation des Himmelslichtes als orientierender Faktor bei den Tänzen der Bienen. *Experientia* (Basel) **5**, 142—148 (1949).
- Die Sonne als Kompaß im Leben der Bienen. *Experientia* (Basel) **6**, 210—221 (1950).
- Orientierungsvermögen und Sprache der Bienen. *Naturwissenschaften* **38**, 105—112 (1951).
- Die wechselseitigen Beziehungen und die Harmonie im Bienenstaat. *Colloques Internat. du C.N.R.S.* **34**, 271—292 (1952).
- „Sprache“ oder „Kommunikation“ der Bienen? *Psychol. Rundschau* **4**, 235—236 (1953a).
- Eine eigenartige Räuberbande. *Z. Bienenforsch.* **2**, 51—52 (1953b).
- Sprechende Tänze im Bienenvolk. 27 S. München 1955.
- Lernvermögen und erbgeliebte Tradition im Leben der Bienen. In: *L'instinct dans le comportement des animaux et de l'homme*, p. 345—386. Paris 1956.
- Die Bienen und ihr Himmelskompaß, Bd. 2, S. 135—161. Heidelberg 1956/57.
- Aus dem Leben der Bienen. 179 S. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1959.
- Über die durch Licht bedingte „Mißweisung“ bei den Tänzen im Bienenstock. *Experientia* (Basel) **18**, 49—53 (1962).
- , H. HERAN u. M. LINDAUER: Gibt es in der „Sprache“ der Bienen eine Weisung nach oben oder unten? *Z. vergl. Physiol.* **35**, 219—245 (1953).
- , u. R. JANDER: Über den Schwänzeltanz der Bienen. *Z. vergl. Physiol.* **40**, 239—263 (1957).

- FRISCH, K. v., u. O. KRATKY: Über die Beziehung zwischen Flugweite und Tanztempo bei der Entfernungs-meldung der Bienen. *Naturwissenschaften* **49**, 409—417 (1962).
- , u. M. LINDAUER: Über die Fluggeschwindigkeit der Bienen und über ihre Richtungsweisung bei Seitenwind. *Naturwissenschaften* **42**, 377—385 (1955).
- , — Über die „Mißweisung“ bei den richtungsweisenden Tänzen der Bienen. *Naturwissenschaften* **48**, 585—594 (1961).
- , — u. F. SCHMEIDLER: Wie erkennt die Biene den Sonnenstand bei geschlossener Wolkendecke? *Naturw. Rdsch.* **13**, 169—172 (1960).
- GEIGER, R.: Das Klima der bodennahen Luftschicht. 460 S., Braunschweig 1950; sowie dto. 646 S., Braunschweig 1961.
- GLYNNE JONES, G. D.: The cuticular waterproofing mechanism of the worker honey bee. *J. exp. Biol.* **32**, 95—109 (1955).
- GÖSSWALD, K.: Über den Einfluß von verschiedener Temperatur und Luftfeuchtigkeit auf die Lebensäußerungen der Ameisen. I. *Z. wiss. Zool.* **151**, 337—381 (1938), sowie II. *Z. wiss. Zool.* **154**, 247—344 (1941).
- GÖTZE, G.: Bientemperaturen. *Arch. Bienenk.* **7**, 148—163 (1926).
- GONTARSKI, H.: Leistungsmessungen an einer einzelnen Trachtbiene. *Arch. Bienenk.* **12**, 330—335 (1930).
- Leistungphysiologische Untersuchungen an Sammelbienen (*Apis mellifica*). *Arch. Bienenk.* **16**, 107—126 (1935).
- GRYSE, J. J. DE: The relations of entomology to meteorology. *Conf. of Emp. Meteorologists, Agricult. Sect., II. Papers and Disc.*, 1929. p. 148—167.
- GRZIWA, J.: Eine neue Methode der Feuchtigkeitsmessung im Bienenvolk. *Z. Bienenforsch.* **3**, 199—204 (1956).
- Diskontinuitäten im Ablauf der Feuchtigkeitsänderungen im Kleinklima einer Wabengasse. *Z. Bienenforsch.* **4**, 46 (1957).
- GUNN, D. L.: Body temperature in poikilothermal animals. *Biol. Rev.* **17**, 293—314 (1942).
- HAFEN, G.: Zur Psychologie der Dressurversuche. *Z. vergl. Physiol.* **22**, 192—220 (1935).
- HALDANE, J. B. S., and H. SPURWAY: A statistical analysis of communication in "*Apis mellifica*" and a comparison with communication in other animals. *Insectes sociaux* **1**, 247—283 (1954).
- HALL, F. G., and R. W. ROOT: The influence of humidity on the body temperature of certain poikilotherms. *Biol. Bull.* **58**, 52—58 (1930).
- HANN, J. F. v., u. R. SÜRING: Lehrbuch der Meteorologie. 480 S. Leipzig 1939.
- HAZELHOFF, E. H.: Ventilation in a bee-hive during summer. *Physiol. comp. ('s-Grav.)* **3**, 343—364 (1954).
- HEILBRUNN, L. V.: Grundzüge der Allgemeinen Physiologie. 787 S. Berlin 1958.
- HEIN, G.: Der Rucktanz als wesentlicher Bestandteil der Bientänze. *Experientia* (Basel) **10**, 23—24 (1954).
- HERAN, H.: Untersuchungen über den Temperatursinn der Honigbiene (*Apis mellifica*) unter besonderer Berücksichtigung der Wahrnehmung strahlender Wärme. *Z. vergl. Physiol.* **34**, 179—206 (1952).
- Versuche über die Windkompensation der Bienen. *Naturwissenschaften* **42**, 132—133 (1955).
- Ein Beitrag zur Frage nach der Wahrnehmungsgrundlage der Entfernungsweisung der Bienen (*Apis mellifica* L.). *Z. vergl. Physiol.* **38**, 168—218 (1956).
- Die Orientierung der Bienen im Flug. *Ergebn. Biol.* **20**, 199—239 (1958).
- , u. L. WANKE: Beobachtungen über die Entfernungs-meldung der Sammelbienen. *Z. vergl. Physiol.* **34**, 383—393 (1952).
- HERTER, K.: Der Temperatursinn der Insekten. 378 S. Berlin 1953.
- HERTZ, M.: Eine Bienendressur auf Wasser. *Z. vergl. Physiol.* **20**, 463—467 (1935).

- HESS, P.: Kleine Wetterkunde. 82 S. Murnau 1950.
- , u. H. BREZOWSKY: Katalog der Großwetterlagen Europas. Ber. dtsch. Wetterdienstes US-Zone 5, Nr 33, 1—39 (1952).
- HESS, W. R.: Die Temperaturregulierung im Bienenvolk. Z. vergl. Physiol. 4, 465—487 (1926).
- HIMMER, A.: Fortschritte auf dem Gebiete der Bienenkunde. Erlanger Jb. Bienenk. 3, 277—289 (1925a).
- Körpertemperaturmessungen an Bienen und anderen Insekten. Erlanger Jb. Bienenk. 3, 44—115 (1925b).
- Der soziale Wärmehaushalt der Honigbiene. I. Die Wärme im nichtbrütenden Wintervolk. Erlanger Jb. Bienenk. 4, 1—50 (1926).
- Der soziale Wärmehaushalt der Honigbiene. II. Die Wärme der Bienenbrut. Erlanger Jb. Bienenk. 5, 1—32 (1927a).
- Ein Beitrag zur Kenntnis des Wärmehaushalts im Nestbau sozialer Hautflügler. Z. vergl. Physiol. 5, 375—389 (1927b).
- Die Temperaturverhältnisse bei den sozialen Hymenopteren. Biol. Rev. (Cambridge) 7, 224—253 (1932).
- HOFFMANN, E., F. KÖHLER u. W. WITTEKINDT: Photographische Methode zur Aufzeichnung der Tanzfiguren bei der Honigbiene. Naturwissenschaften 43, 405—406 (1956).
- HOFMANN, A.: Probleme um die Wettervorhersage. 74 S. Stuttgart 1955.
- HÜSING, J. O., F. STRUSS u. W. WEIDE: Über Reaktionen der Honigbiene (*Apis mellifica* L.) gegenüber starken elektrischen Feldern. Naturwissenschaften 47, 22—23 (1960).
- ISRAËL, H.: Zur biologischen Wirkungsmöglichkeit luftelektrischer Faktoren. Dtsch. med. Wschr. 75, 202—205 (1950).
- Lufterlektrizität und Radioaktivität. 125 S. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1957.
- ISSERLIN, M.: Über Temperatur und Wärmeproduktion poikilothermer Tiere. Pflügers Arch. ges. Physiol. 90, 472—490 (1902).
- JODLBAUER, A.: Die physiologischen Wirkungen des Lichts. In: Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie, Bd. 17, S. 305—342. Berlin 1926.
- JONGBLOED, J., u. C. A. G. WIERSMA: Der Stoffwechsel der Honigbiene während des Fliegens. Z. vergl. Physiol. 21, 519—533 (1935).
- JORDAN, H.: Die Regulierung der Atmung bei Insekten und Spinnen. Bericht über eine in niederländischer Sprache erschienene Dissertation von E. H. HAZELHOFF. Z. vergl. Physiol. 5, 179—190 (1927).
- KALABUCHOW, N. I.: Beiträge zur Kenntnis der Kältestarre, Winterschlaf und Anabiose bei der Biene. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. 53, 567—602 (1934).
- KAPPEL, I.: Die Form des Saffhalters als Anreiz für die Sammeltätigkeit der Bienen. Z. vergl. Physiol. 34, 539—646 (1953).
- KASCHKE, A.-H.: Über die Einwirkung von Duftstoffen auf die Bientänze. Z. vergl. Physiol. 39, 562—576 (1957).
- KITTEL, R.: Untersuchungen über den Einfluß atmosphärisch-elektrischer Felder auf die Schwarmbildung bei Thysanopteren. Verh. dtsch. zool. Ges. Frankf. a. M. 1959, S. 177—181.
- KLEBER, E.: Hat das Zeitgedächtnis der Bienen biologische Bedeutung? Z. vergl. Physiol. 22, 221—262 (1935).
- KLEE, O.: Der Einfluß von Temperatur und Luftfeuchtigkeit auf die Wirkung von Insektiziden. Z. angew. Zool. 47, 183 (1960).
- KLEINSCHMIDT, E.: Handbuch der meteorologischen Instrumente und ihrer Auswertung. 733 S. Berlin 1935.
- KNAFFL, H.: Über die Flugweite und Entfernungsmeldung der Bienen. Z. Bienenforsch. 2, 131—140 (1953).

- KOIDSUMI, K.: Experimentelle Studien über die Transpiration und den Wärmehaushalt bei Insekten. I.—VII. u. VIII.—XII. Mitt. Mem. Fac. Sci. Agric. Taihoku Imp. Univ. **12**, 1—179 (1934); **12**, 281—380 (1935).
- KOLLER, S.: Allgemeine statistische Methoden in speziellem Blick auf die menschliche Erblehre. In: JUST, Handbuch der Erbbiologie des Menschen, Bd. II (Methodik), S. 112—212. Berlin 1940.
- Graphische Tafeln zur Beurteilung statistischer Zahlen. 73 S. Darmstadt 1953.
- Statistische Auswertung der Versuchsergebnisse. In: HOPPE-SEYLER/THIERFELDER, Handbuch der physiologisch- und pathologisch-chemischen Analyse, Bd. II: Allgemeine Untersuchungsmethoden. S. 931—1036. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1955.
- Statistische Auswertungsmethoden. In: H. M. RAUEN, Biochemisches Taschenbuch, S. 1184—1266. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1956.
- KOSMIN, N. P., W. W. ALPATOV u. M. S. RESNITSCHENKO: Zur Kenntnis des Gaswechsels und des Energieverbrauchs der Biene in Beziehung zu deren Aktivität. Z. vergl. Physiol. **17**, 408—422 (1932).
- KOZHANTSCHIKOV, I.: Zur Frage nach dem Temperaturoptimum des Lebens. (Die individuelle Wärmeregulation der Insekten.) Zool. Anz. **103**, 30—35 (1933).
- Statistische Auswertungsmethoden. In: H. M. RAUEN, Biochemisches Taschenbuch, S. 1184—1266. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1956.
- , and E. ZEUTHEN: The mechanism of flight preparation in some insects. J. exp. Biol. **18**, 1—10 (1941).
- KROGH, A.: Determination of temperature and heat production in insects. Z. vergl. Physiol. **31**, 274—280 (1948).
- KRÜGER, P.: Über die Bedeutung der ultraroten Strahlen für den Wärmehaushalt der Poikilothermen. Biol. Zbl. **49**, 65—82 (1929).
- Weitere Beiträge über die Faktoren des Wärmehaushalts der Poikilothermen. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **22**, 759—773 (1931).
- , u. F. DUSPIVA: Der Einfluß der Sonnenstrahlung auf die Lebensvorgänge der Poikilothermen. Biol. generalis **9**, 2. Teil, 168—188 (1933).
- LAVIE, P.: L'enregistrement thermique continu dans les populations d'*Apis mellifica* avec couvain. Insectes sociaux **2**, 127—134 (1955).
- , u. M. ROTH: Sur le thermopreferendum et la production de chaleur chez les abeilles. Physiol. comp. ('s-Grav.) **3**, 57—62 (1953).
- LINDAUER, M.: Über die Einwirkung von Duft- und Geschmackstoffen sowie anderer Faktoren auf die Tänze der Bienen. Z. vergl. Physiol. **31**, 348—412 (1948).
- Ein Beitrag zur Frage der Arbeitsteilung im Bienenstaat. Z. vergl. Physiol. **34**, 299—345 (1952).
- Temperaturregulierung und Wasserhaushalt im Bienenstaat. Z. vergl. Physiol. **36**, 391—432 (1954a).
- Dauertänze im Bienenstock und ihre Beziehung zur Sonnenbahn. Naturwissenschaften **41**, 506—507 (1954b).
- Schwarmbienen auf Wohnungssuche. Z. vergl. Physiol. **37**, 263—324 (1955).
- Regelvorgänge im Insektenstaat. In: MITTELSTAEDT, Regelungsvorgänge in der Biologie, S. 135—147. München 1956.
- Sonnenorientierung der Bienen unter der Äquatorsonne und zur Nachtzeit. Naturwissenschaften **44**, 1—6 (1957).
- Dialekte und Abwandlungen der Bienen-, „Sprache“. Naturw. Rdsch. **12**, 5—13 (1959).
- LINDER, A.: Statistische Methoden. 238 S. Basel u. Stuttgart 1951.
- LINKE, F.: Die physikalischen Faktoren des Klimas. In: Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie, Bd. 17, S. 463—497. Berlin 1926.
- LISON, L.: Statistique appliquée à la biologia expérimentale. 346 S. Paris 1958.

- LUNDIE, A. E.: The flight activities of the honeybee. US. Dep. of Agric. Bull. No 1328, p. 1—37 (1925).
- MATHER, K.: Statistische Analysen in der Biologie. 466 S. London u. Wien 1955.
- MAUERMAYER, G.: Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Arbeitsleistung und Lebensdauer bei Arbeiterinnen der Honigbiene. Arch. Bienenk. **31**, 31—41 (1954).
- MAZEK-FIALLA, K.: Die Körpertemperatur poikilothermer Tiere in Abhängigkeit vom Kleinklima. Z. wiss. Zool. **154**, 170—246 (1941).
- MELLANBY, K.: The evaporation of water from insects. Biol. Rev. **10**, 317—333 (1935).
- Low temperature and insect activity. Proc. roy. Soc. B **127**, 473—487 (1939).
- NECHELES, H.: Über Wärmeregulation bei wechselwarmen Tieren. Ein Beitrag zur vergleichenden Physiologie der Wärmeregulation. Pflügers Arch. ges. Physiol. **204**, 72—86 (1924).
- OTTO, F.: Die Bedeutung des Rückfluges für die Richtungs- und Entfernungsangabe der Bienen. Z. vergl. Physiol. **42**, 303—333 (1959).
- PÄTAU, K.: Eine neue χ^2 -Tafel. Z. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre **80**, 558—564 (1942).
- Zur statistischen Beurteilung von Messungsreihen. (Eine neue t -Tafel.) Biol. Zbl. **63**, 152—168 (1943).
- PARHON, M.: Les échanges nutritifs chez les abeilles pendant les quatre saisons. Ann. Sci. natur., Zool. **9**, 1—58, (1909).
- PARRY, D. A.: Factors determining the temperature of terrestrial arthropods in sunlight. J. exp. Biol. **28**, 445—462 (1951).
- PINCUSSEN, L.: Photobiologie. 543 S. Leipzig 1930.
- PIRSCH, G. B.: Studies on the temperature of individual insects, with special reference to the honey bee. J. agric. Res. **24**, 275—287 (1923).
- PRECHT, H.: Über die Temperaturabhängigkeit von Lebensprozessen. Verh. dtsch. zool. Ges. Kiel, 376—381 (1949a).
- Die Temperaturabhängigkeit von Lebensprozessen. Z. Naturforsch. **4b**, 26—35 (1949b).
- J. CHRISTOPHERSEN u. H. HENSEL: Temperatur und Leben. 514 S. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1955.
- PREUSS, E.: Über die Körperwärme der Biene. Arch. Bienenk. **4**, 165—166 (1922).
- PROSSER, C. L.: Physiological variation in animals. Biol. Rev. **30**, 229—262 (1955).
- REICHLE, F.: Untersuchungen über Frequenzrhythmen bei Ameisen. Z. vergl. Physiol. **30**, 227—251 (1943).
- REITER, R.: Nachweis der biologischen Wirksamkeit elektrischer Wechselfelder niedriger Frequenz. Naturwissenschaften **41**, 22—23 (1954).
- RENNER, M.: Die Haltung von Bienen in geschlossenen, künstlich beleuchteten Räumen. Naturwissenschaften **42**, 539—540 (1955).
- Der Zeitsinn der Arthropoden. Ergebn. Biol. **20**, 127—158 (1958).
- RIBBANDS, C. R.: The behaviour and social life of honeybees. 352 S. London 1953.
- RICHARDS, A. G.: The cuticle of arthropods. Ergebn. Biol. **20**, 1—26 (1958).
- RODEWALD, M.: Tropische Wirbelstürme und Schifffahrt. Umschau in Wiss. u. Technik **59**, 289—292 (1959).
- RÖSCH, G. A.: Untersuchungen über die Arbeitsteilung im Bienenstaat. I. Teil: Die Tätigkeiten im normalen Bienenstaate und ihre Beziehungen zum Alter der Arbeitsbienen. Z. vergl. Physiol. **2**, 571—631 (1925).
- Untersuchungen über die Arbeitsteilung im Bienenstaat. II. Teil: Die Tätigkeiten der Arbeitsbienen unter experimentell veränderten Bedingungen. Z. vergl. Physiol. **12**, 1—71 (1930).
- RUDDER, B. DE: Grundriß einer Meteorobiologie des Menschen. 303 S. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1952.

- RÜCKER, F.: Die Farben der Insekten und ihre Bedeutung für den Wärmehaushalt. Pflügers Arch. ges. Physiol. **231**, 729—741 (1933a).
- RUTTNER, F.: Die Sexualfunktionen der Honigbiene im Dienste ihrer sozialen Gemeinschaft. Z. vergl. Physiol. **39**, 577—600 (1957).
- SCHICK, W.: Über die Wirkung von Giftstoffen auf die Tänze der Bienen. Z. vergl. Physiol. **35**, 105—128 (1953).
- SCHIFFERER, G.: Über die Entfernungsangabe bei den Tänzen der Bienen. 24 S. u. Anhang. Zulassungsarbeit für das Lehramt an höheren Schulen, München 1952.
- SCHLIEPER, C.: Temperaturbezogene Regulationen des Grundumsatzes bei wechselwarmen Tieren. Biol. Zbl. **69**, 216—226 (1950).
- SCHÖPFER, S.: Wie wird das Wetter? 181 S. Stuttgart 1960.
- SCHUL, L.: Untersuchungen über den Einfluß meteorologischer Elemente auf das Verhalten der Honigbienen (*Apis mellifica*). Z. vergl. Physiol. **34**, 258—277 (1952a).
- Hat die Entfernung der Trachtquelle vom Stock einen Einfluß auf die Saugleistung der Bienen? Z. vergl. Physiol. **34**, 376—382 (1952b).
- Die Wirkung von luftelektrischen Feldern auf Tiere. Verh. dtsh. zool. Ges. Tübingen 1955a, S. 435—440.
- Stehen Erkrankungen und Totenfall der Bienen im Winter im Zusammenhang mit Witterungsfaktoren? Insectes sociaux **2**, 45—56 (1955b).
- SCHULZ-LANGNER, E.: Über das Vorkommen hoher Körpertemperaturen bei der Honigbiene mit entwicklungshemmender Wirkung auf den Parasiten *Nosema apis* (ZANDER). Z. Bienenforsch. **4**, 67—86 (1958).
- SCHWEIGER, E. M.: Über individuelle Unterschiede in der Entfernungs- und Richtungsangabe bei den Tänzen der Bienen. Z. vergl. Physiol. **41**, 272—299 (1958).
- SCULTETUS, H. R.: Das Insektenthermometer. Umschau in Wiss. u. Technik **50**, 250 (1950).
- SEYBOLD, A., u. H. WOLTERECK (Herausg.): Klima—Wetter—Mensch. 293 S. Heidelberg 1952.
- SIEGEL, R.: Sprache der Wolken. 79 S. Stuttgart 1949.
- SNEDECOR, G. W., and W. G. COCHRAN: Statistical methods applied to experiments in agriculture and biology. 534 S. Ames, Iowa 1957.
- SOTAVALTA, O.: On the fuel consumption of the honeybee (*Apis mellifica* L.) in flight experiments. (Contributions to the problem of insect flight III). Ann. Zool. Soc. 'Vanamo' **16**, No 5, 1—27 (1954a).
- On the thoracic temperature of insects in flight. (Contributions to the problem of insect flight IV.) Ann. Zool. Soc. 'Vanamo' **16**, No 8, 1—22 (1954b).
- SPÄTH, W.: Zur graphischen Darstellung von Lebensprozessen. Z. Naturforsch. **4b**, 306—307 (1949).
- STECHE, W.: Gibt es „Dialekte“ der Bienensprache? Inaug.-Diss. Naturwiss. Fak. München 1954.
- Beiträge zur Analyse der Bientänze (Teil I). Insectes sociaux **4**, 305—318 (1957a).
- Soziale Steuerung des Alarmwertes der Bientänze. Naturwissenschaften **44**, 597—598 (1957b).
- Gelenkter Bienenflug durch „Attrappentänze“. Naturwissenschaften **44**, 598 (1957c).
- STERZINGER, O.: Verhalten und Umstimmungen der Stubenfliege bei Gewitter. Z. Psychol. **109**, 229—230 (1929).
- STRELNIKOV, I. D.: Influence des radiations solaires sur la température du corps des insectes. C. R. Acad. Sci. (Paris) **192**, 1317—1319 (1931).
- SZYMANSKI, J. S.: Aktivität und Ruhe bei Tieren und Menschen. Z. allg. Physiol. **18**, 105—162 (1920).

- TAUCHERT, F.: Weitere Stoffwechseluntersuchungen an Insekten. *Z. Biol.* **89**, 541—546 (1930).
- TSCHUMI, P.: Über den Werbetanz der Bienen bei nahen Trachtquellen. *Schweiz. Bienenztg* **73** (N. F.), 129—134 (1950).
- UNGEHEUER, H.: Ein meteorologischer Beitrag zu Grundproblemen der Medizin-Meteorologie. *Ber. dtsch. Wetterdienstes* **3**, Nr 16, 1—32 (1955/56).
- UNHOCH, N.: Anleitung zur wahren Kenntnis und zweckmäßigsten Behandlung der Bienen nach drey- und dreyßigjähriger genauer Beobachtung und Erfahrung. München 1823.
- UVAROV, B. P.: Weather and climate in their relation to insects. *Conf. of Emp. Meteorologists, Agricult. Sect., II. Papers and Disc.*, 1929. p. 130—147.
- *Insects and climate. Trans. entomol. Soc. Lond.* **79**, 1—247 (1931).
- VERRON, H.: Les réactions des abeilles à l'humidité. *Insectes sociaux* **2**, 57—62 (1955).
- VUILLAUME, M.: L'importance de l'approvisionnement en eau dans la ruche. *Insectes sociaux* **4**, 31—41 (1957).
- WEBER, E.: Grundriß der biologischen Statistik für Naturwissenschaftler, Landwirte und Mediziner. 466 S. Jena 1957.
- WELLINGTON, W. G.: The synoptic approach to studies of insects and climate. *Ann. Rev. Entomol.* **2**, 143—162 (1957).
- WERNER, G.: Tänze und Zeitempfinden der Honigbiene in Abhängigkeit vom Stoffwechsel. *Z. vergl. Physiol.* **36**, 464—487 (1954).
- WIGGLESWORTH, V. B.: Water relations of insects. *Experientia* (Basel) **2**, 210—214 (1946).
- The physiology of insect cuticle. *Ann. Rev. Entomol.* **2**, 37—54 (1957).
- *Physiologie der Insekten.* 823 S. Basel u. Stuttgart 1959.
- WILSON, G. F.: Pollination in orchards. *J. roy. hort. Soc.* **51**, 225—251 (1926).
- WITTEKINDT, W.: Experimentelle Auslösung von Tänzen bei der Honigbiene. *Naturwissenschaften* **42**, 567—568 (1955).
- WOHLGEMUTH, R.: Die Temperaturregulation des Bienenvolkes unter regeltheoretischen Gesichtspunkten. *Z. vergl. Physiol.* **40**, 119—161 (1957).
- Feuchtemessung in der Beute mit thermoelektrisch arbeitenden Psychrometern. *Z. Bienenforsch.* **4**, 123—125 (1958).
- WOLFENBARGER, D. O.: An attempt to study the effects of relative humidity on honeybees. *J. econ. Entomol.* **27**, 638—641 (1934).
- WOODWORTH, C. E.: Effect of reduced temperature and pressure on honeybee respiration. *J. econ. Entomol.* **29**, 1128—1132 (1936).
- YATES, F.: The analysis of multiple classifications with unequal numbers in the different classes. *J. Amer. Statist. Ass.* **29**, 51—66 (1934).
- *Sampling methods for censuses and surveys.* 401 S. London 1953.
- ZANDER, E.: Das Geruchsvermögen der Bienen. *Biol. Zbl.* **33**, 711—716 (1913).
- Die Tätigkeit der Landesanstalt für Bienenzucht in Erlangen im Jahre 1920. *Arch. Bienenk.* **3**, 123—183 (1921).
- *Handbuch der Bienenkunde in Einzeldarstellungen*, Bd. II: Krankheiten und Schädlinge der erwachsenen Bienen. 137 S. Stuttgart 1930.
- *Handbuch der Bienenkunde in Einzeldarstellungen*, Bd. VII: Die Bienenweide. 150 S. Stuttgart 1931.
- *Handbuch der Bienenkunde in Einzeldarstellungen*, Bd. IV: Das Leben der Biene. 152 S. Stuttgart 1947.

Lebenslauf

Am 9. September 1933 wurde ich, HEINZ DIETER BRÄUNINGER, als Sohn des Bibliotheksdirektors Dr. FRIEDRICH BRÄUNINGER und seiner Frau IRMGARD, geb. HOLZER in Berlin-Karlshorst geboren.

Meine Kindheit und ersten Schuljahre verbrachte ich in der Großstadt. Einen unvergeßlichen und tiefen Eindruck hinterließen aber stets die Ferien an der Ostsee oder bei den Großeltern im Schwarzwald. Dorthin, nach Rotenbach/Enz, zogen meine Mutter, meine beiden Geschwister und ich 1943 unter dem Druck der Bombenangriffe. Nach einem weiteren Grundschuljahr bestand ich die Aufnahmeprüfung ins Reuchlin-Gymnasium in Pforzheim, das ich aber wegen der ungünstigen Verkehrsverhältnisse nach 1945 nicht mehr besuchen konnte. Im selben Jahr erhielten wir die Nachricht, daß mein Vater bei den Kämpfen um Potsdam gefallen war. So blieben wir im Schwarzwald. Ich trat in Klasse 2 der Oberschule Neuenbürg ein, wo ich im März 1953 die Reifeprüfung ablegte.

Im Sommer 1953 immatrikulierte ich mich an der Universität München mit Hauptfach Biologie. Meine Aufnahme in die Studienstiftung des deutschen Volkes ermöglichte es mir, Vorlesungen und Kurse in den ersten Semestern nach eigenem Interesse, in weitem Rahmen auszuwählen. Auf Anregung von Prof. Dr. K. v. FRISCH begann ich im Sommer 1956 mit meiner Doktorarbeit „Über den Einfluß meteorologischer Faktoren auf die Entfernungsweisung im Tanz der Bienen“. Die Versuche erstreckten sich bis 1958, die rechnerische Auswertung der Protokolle und die statistische Überprüfung der Ergebnisse konnten im Herbst 1960 abgeschlossen werden.

Nach Absolvierung der zwei vorgeschriebenen Semester an der Universität Tübingen habe ich dort im März 1962 die Wissenschaftliche Prüfung für das Lehramt an Gymnasien in Baden-Württemberg abgelegt, und zwar mit den Fächern Biologie, Chemie, Geologie und Paläontologie.

